

VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNG DES ÄUSSEREN
GESCHLECHTSAPPARATES INNERHALB
DER GATTUNG DROSOPHILA

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

HANS NATER

AUS WINTERTHUR (ZH) UND HUGELSHOFEN (TG)

BEGUTACHTET VON HERRN PROF. DR. E. HADORN

1953



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507223_0089

VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNG DES ÄUSSEREN
GESCHLECHTSAPPARATES INNERHALB
DER GATTUNG DROSOPHILA

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

HANS NATER

AUS WINTERTHUR (ZH) UND HUGELSHOFEN (TG)

BEGUTACHTET VON HERRN PROF. DR. E. HADORN

1953



Abdruck aus den

Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 81. Abt. f. Systematik. 1953.

Begründet von J. W. SPENGEL

Herausgegeben von M. HARTMANN in Tübingen und E. STRESEMANN in Berlin
und H. WEBER in Tübingen

Verlag von GUSTAV FISCHER in Jena

Satz und Druck (IV/26/14) Tribüne, Verlag und Druckereien des FDGB, Druckerei II Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Veröffentlicht unter der Lizenznummer 1276 des Amtes für Literatur und Verlagswesen
der Deutschen Demokratischen Republik

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Vergleichend-morphologische Untersuchung des äußeren Geschlechtsapparates innerhalb der Gattung *Drosophila*.

Von

Hans Nater (Zürich).

Mit 33 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	438
A. Problemstellung	438
B. Methodik	439
II. Die Samenpumpensklerite der inneren männlichen Genitalien	439
III. Die äußeren männlichen Genitalien	440
A. Die dorso-terminalen Genitalabschnitte	441
a) Typen	441
1. <i>Quinaria</i> -Typ	441
2. <i>Repleta</i> -Typ	443
3. <i>Melanica</i> -Typ	443
4. <i>Virilis</i> -Typ	444
5. <i>Willistoni</i> -Typ	444
6. <i>Saltans</i> -Typ	445
7. <i>Melanogaster</i> -Typ	446

	Seite
8. <i>Obscura</i> -Typ	447
9. <i>Victoria</i> -Typ	449
b) Übrige Formen	449
B. Die ventralen Genitalabschnitte	455
a) Typen	456
1. <i>Quinaria</i> -Typ	456
2. <i>Repleta</i> -Typ	458
3. <i>Melanica</i> -Typ	460
4. <i>Virilis</i> -Typ	461
5. <i>Willistoni</i> -Typ	461
6. <i>Saltans</i> -Typ	463
7. <i>Melanogaster</i> -Typ	465
8. <i>Obscura</i> -Typ	466
9. <i>Victoria</i> -Typ	468
b) Übrige Formen	468
IV. Die äußeren weiblichen Genitalien	474
A. Achter Tergit und Analplatten	474
B. Vaginalplatten	475
a) Typen	476
1. <i>Quinaria</i> -Typ	476
2. <i>Repleta</i> -Typ	477
3. <i>Melanica-virilis</i> -Typ	478
4. <i>Sophophora</i> -Typ	478
5. <i>Victoria</i> -Typ	478
b) Übrige Formen	478
V. Beobachtungen über den Gebrauch der einzelnen Strukturen der äußeren Genitalien beim Kopulationsakt	479
VI. Diskussion der Untersuchungs-Ergebnisse	480
A. Allgemeines	480
B. Die Bedeutung der morphologischen Reihe der Penisapparate	483
VII. Zusammenfassung	485
VIII. Literaturverzeichnis	485

I. Einleitung.

A. Problemstellung¹⁾.

Es ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, zunächst in einem rein deskriptiven Teil die Ausbildung der männlichen und weiblichen äußeren Geschlechtsapparate innerhalb der Gattung *Drosophila* darzustellen (inklusive 4 Arten nächst verwandter Gattungen). Dazu gesellen sich fortwährende morphologische Vergleichsdarstellungen, deren eigentliche Bedeutung zu diskutieren Sache des zweiten Teiles ist.

¹⁾ Meinem verehrten Lehrer, Herrn PROF. DR. E. HADORN, möchte ich an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die wertvollen Ratschläge während der ganzen Dauer ihrer Durchführung meinen herzlichsten Dank aussprechen. Herr DR. MARSHALL R. WHEELER, Austin (Texas), sowie mein Kollege, Herr DR. H. BURLA, stellten mir in liebenswürdiger Weise das Material zur Verfügung. Auch ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Ferner habe ich den Versuch unternommen, sogenannte morphologische Reihen zusammenzustellen. Zwei benachbarte Glieder einer solchen Reihe sollen möglichst viele Merkmale gemeinsam haben und zudem in weiteren Merkmalen ähnlich sein. Dabei ist stets zu beachten, daß derartige Reihen zunächst nicht in den Rang phylogenetischer Reihen erhoben werden dürfen. Hingegen stellen morphologische Reihen das Resultat einer divergenten Entwicklung dar. Darin liegt ihr Wert für die Evolutionslehre. Der Geschlechtsapparat, soweit er durch Skelett-Strukturen verkörpert wird, eignet sich bei Insekten besonders gut für derartige Untersuchungen. Da die Taufliegengattung *Drosophila* in bezug auf Genetik und Entwicklungsphysiologie heute eine der am besten untersuchten Tiergruppen darstellt, rechtfertigt es sich, wenn die vorliegende Arbeit dieses Genus berücksichtigt. Die *Drosophila*-Systematik hat vor allem nach der wichtigen Veröffentlichung STURTEVANTS (1921), immer mehr neben Merkmalen der allgemeinen Körperorganisation auch die Morphologie der äußeren und inneren Genitalien herangezogen. Dabei zeigte es sich, daß eine Reihe sehr ähnlicher Arten (z. B. *D. melanogaster* und *D. simulans*) in der Gestaltung der Genitalien ziemlich große Unterschiede aufweist. Bisher wurde aber fast durchwegs nur der dorsale Abschnitt der äußeren männlichen Genitalien beschrieben (STURTEVANT, 1921; HSU, 1949). Meine Arbeit zeigt, daß der bedeutend kompliziertere ventrale Abschnitt (er ist allerdings viel schwieriger zu präparieren als der dorsale) neue Möglichkeiten für die Systematik bietet. Für die allgemeine morphologische Orientierung und die Benennung der Teile des Geschlechtsapparates sind die Untersuchungen von GLEICHAUF (1936) und SALLES (1947) wegleitend.

B. Methodik.

Es standen mir insgesamt 104 Arten der Gattung *Drosophila* zur Verfügung. Von den meisten Arten untersuchte ich durchschnittlich 20 Individuen sowohl des weiblichen als auch des männlichen Geschlechts. Dadurch konnten zufällige individuelle Merkmale, die nicht arttypisch sind, als solche erkannt werden.

Die Präparation der Skelett-Strukturen wurde nach einer zwei Min. dauernden Behandlung mit kochender 10%iger NaOH in destilliertem Wasser vorgenommen. Mit feinen Pinzetten und Nadeln isolierte ich die Genitalien und befestigte sie in der für die mikroskopische Untersuchung günstigsten Lage in ca. 1,3%iger Lösung von Agar-Agar. Nachher erfolgte die Fixation im CARNOYSchen Gemisch (absoluter Alkohol 60 ccm, Chloroform 30 ccm und Eisessig 10 ccm) während 10 Min. und die Einbettung in Canada-Balsam. Die Präparation führte ich mit Hilfe einer Binokularlupe (bei 80facher Vergrößerung) durch. Für die eigentlichen Untersuchungen benötigte ich das Mikroskop.

II. Die Samenpumpensklerite der inneren männlichen Genitalien.

Die abgetrennten männlichen Hypopygien enthalten nach der Laugenbehandlung stets ein kleines Chitingebilde, das mehr oder weniger im Zentrum

des Genitalapparates durch bindegewebige Stränge aufgehängt ist. Im lebenden *Drosophila*-Körper liegt dieses Skelett-Teilchen in der muskulösen Wandung der Samenpumpe. Letztere befindet sich nahe der Ausmündung in den Samenleiter eingebaut und hat die Aufgabe, die Spermien durch Muskeldruck auszutreiben.

Schon zu Beginn meiner morphologischen Untersuchungen bezog ich, vor allem angeregt durch die Arbeit von H. SALLES (1947), die Morphologie des Samenpumpenskleriten in meine Arbeit ein.

Es wurden dann artspezifische und artgruppenspezifische Merkmale dieser Skelett-Struktur gefunden. Nach verschiedenen Gesichtspunkten versuchte ich, die Skleritformen der einzelnen Arten aneinander zu reihen, bis ich eine morphologische Reihe fand, die alle gefundenen Formen als Glieder zusammenfaßt (NATER, 1951).

Erst nach eingehendem Studium der männlichen ventralen Genitalstrukturen konnte der eigentliche Wert der erwähnten Skleritreihe erkannt werden; denn die in gleicher Weise zusammengestellte Reihe der Kopulationsapparate verläuft genau parallel zur Skleritreihe. Dieser bedeutungsvolle Zusammenhang wird später diskutiert (S. 481).

III. Die äußeren männlichen Genitalien.

Die Chitinstrukturen der äußeren Genitalien bestehen aus einem dorso-terminalen und einem ventralen Abschnitt. Diese Aufteilung scheint für meine Arbeit die zweckmäßigste zu sein. Ich verwende fortan die gleichen Termine wie SALLES (1947) und verweise auf die übersichtlichen Zusammenstellungen synonyme Ausdrücke in der zitierten Arbeit.

Der dorso-terminale Genitalabschnitt umfaßt Genitalbogen mit Forcipes und Brücke (Pons), sowie die Analplatten; der ventrale Abschnitt den eigentlichen Kopulationsapparat mit Hypandrium, Apodem und Penis. Da der ventrale Teil viel mehr Einzelstrukturen enthält als der dorso-terminale und dementsprechend viel mehr Merkmale erkennen läßt, wurde er eingehender untersucht als der dorsale.

Unabhängig von den früheren Klassifikationen wurde zunächst auf Grund meiner Analyse eine Gruppierung der Ausbildungstypen vorgenommen. Nachher wurden diese Typen mit den systematischen Kategorien von STURTEVANT (1921) und WHEELER (1949 b) verglichen. Es zeigte sich, daß meine nur auf den Genitalstrukturen basierenden Typen entweder einzelnen Artgruppen oder ganzen Untergattungen entsprachen. Die Typen unter sich konnten in morphologische Reihen gestellt werden. Die Anordnung der Glieder dieser Reihen wird im nachfolgenden beschreibenden Text wenn immer möglich innegehalten.

Abbildungen werden immer dann wiedergegeben, wenn solche entweder in der Literatur bisher nicht veröffentlicht worden sind oder wenn die bereits

publizierten Skizzen die Strukturen in für unsere Zwecke ungünstiger Orientierung zeigen.

A. Die dorso-terminalen Genitalabschnitte.

a) Typen.

1. *Quinaria*-Typ (*quinaria*-Gruppe, *D. testacea*, *D. guttifera*).

Der Genitalbogen, sowie die dorsale Region der Analplatten sind mit gewöhnlichen Körperhaaren versehen. Die Analplatten haben breit-rechteckige Form. Ihre medio-ventralen Ecken weisen durchwegs 8—15 parallel gestellte, schräg nach ventral verlaufende Borsten auf, so daß sich die Borsten der linken und der rechten Analplatte überkreuzen (Abb. 1a). Bei *D. munda* und *D. innubila* sind die Analplatten ventral leicht nach innen umgewendet (Abb. 1b und c: U).

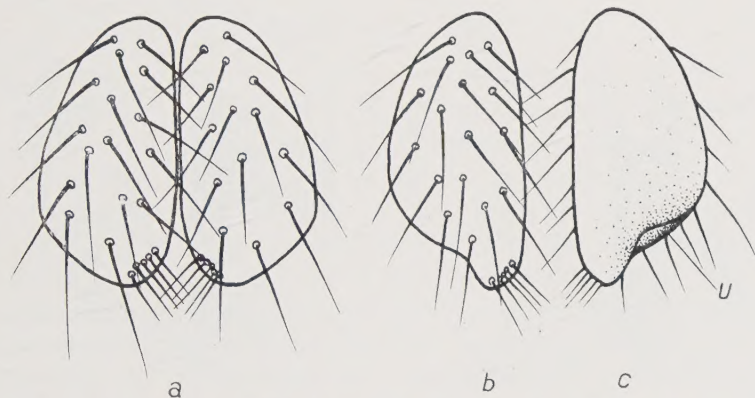


Abb. 1. Analplatten des *quinaria*-Typs. a) *D. phalerata*, b) und c) *D. munda* (c = Innenansicht). U = Umschlagstelle der Ventralregion. (Vergr. 230 $\times$.)

Tabelle 1. Forceps-Ausbildung beim *quinaria*-Typ.

NA = Nordamerika S = Schweiz KB = Kammborsten FB = Feldborsten
n = Anzahl der untersuchten Tiere.

Untersuchte Arten	Herkunft	Forcepsform	KB	FB	n
<i>D. quinaria</i> LOEW	NA	dreieckig	8	10	18
<i>D. tenebrosa</i> SPENCER	NA	"	14	13—14	20
<i>D. testacea</i> VAN ROSER	S	"	11—12	3—4	30
<i>D. munda</i> SPENCER	NA	"	13	12	18
<i>D. innubila</i> SPENCER	NA	"	13	14—16	20
<i>D. kuntzei</i> DUDA	S	"	13	4	25
<i>D. limbata</i> VAN ROSER	S	rundlich	12	16—18	20
<i>D. guttifera</i> WALKER	NA	"	13	12—14	20
<i>D. phalerata</i> MEIGEN	S	"	15	13	30
<i>D. suboccidentalis</i> SPENCER	NA	"	10	14	20
<i>D. transversa</i> FALLÉN	S	"	10	10	20
<i>D. subquinaria</i> SPENCER	NA	"	4—5	9	17
<i>D. palustris</i> SPENCER	NA	"	11	43—48	18

Die Forcipes des Genitalbogens sind bei allen Arten des Typus breit und massig. Die Abb. 2b zeigt den allgemeinen Typus und gibt Aufschluß über die verschiedenen Borsten-Sorten. Auf dem Forceps-Medialrand sitzt ein aus zahnartigen Borsten bestehender Kamm (BURLA, 1951: Abb. 29, 32 und 34). Die Kammborsten (KB) sind meist stumpf; höchstens die drei untersten zeigen eine Spitze. Die Kammlänge variiert stark, was aus der Kammborsten-Anzahl ersichtlich ist (Tab. 1). Eine größere Variabilität herrscht für die Anzahl der Feldborsten (FB). Es besteht auch keine Korrelation zwischen Kamm- und Feldborstenzahlen (Tab. 1). Beide Merkmale sind bei den Arten dieser Gruppe so unterschiedlich, daß sie für die Charakterisierung des Typus belanglos sind. Außer den Kamm- und Feldborsten stehen in der medio-ventralen Ecke mehrere durchsichtige „Langborsten“ (LB). Sie sind bei den verschiedenen Arten meist mehr oder weniger nach dorsal verbogen und variieren nur wenig.

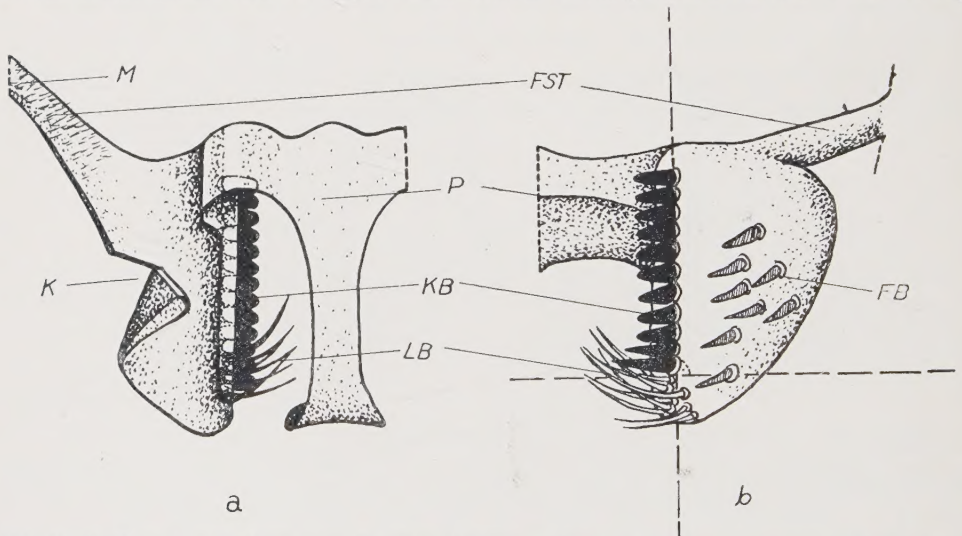


Abb. 2. a) Forceps und Pons von *D. ritae* (Innenansicht). K = gruppentypische Einkerbung. M = Mikrochaeten. Übrige Abb. wie in Abb. 2b.

b) *Quinaria*-Forceps (allgemeiner Typ). FST = Forcepsstiel. P = Brücke (Pons). KB = Kammborsten. FB = Feldborsten. LB = Langborsten. (Vergr. 200 $\times$.)

Um die Formen der Forcipes miteinander vergleichen zu können, ist es notwendig, sie nach einem einheitlichen Prinzip zu orientieren. Das geschieht am einfachsten dadurch, daß die Umrisse der Forcipes in ein rechtwinkliges Koordinatensystem gezeichnet werden (Abb. 2b). Der „Nullpunkt“ soll immer bei der Basis der untersten Kammborste gewählt werden. Ein weiterer Fixpunkt der Ordinate ist die Basis der obersten Kammborste. Eine derartige Betrachtung (vgl. auch Abb. 11) führt zur Feststellung zweier Forcepsformen innerhalb der zum *quinaria*-Typ gehörenden Arten (Tab. 1). Wie Abb. 11 veranschaulicht, zeigt sich außerdem eine gute Korrelation zwischen Forcepsform und Penisform.

2. *Repleta*-Typ (*repleta*-Gruppe).Tabelle 2: Forceps-Ausbildung beim *repleta*-Typ.

SA = Südamerika M = Mikrochaeten Übrige Abkürzungen wie in Tab. 1.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	n
<i>D. repleta</i> WOLLASTON	S	11	—	20
<i>D. melanopalpa</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	10	—	15
<i>D. mulleri</i> STURTEVANT	NA	10	9	20
<i>D. aldrichi</i> PATTERSON u. CROW	NA	13	12—14	20
<i>D. leonis</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	10	—	15
<i>D. meridiana</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	13	—	15
<i>D. buzzatii</i> PATTERSON u. WHEELER	NS	11	—	20
<i>D. peninsularis</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	10	—	20
<i>D. nigricurria</i> PATTERSON u. MAINLAND	NA	9	—	20
<i>D. mercatorum</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	12	viele M	20
<i>D. hydei</i> STURTEVANT	S	11	—	30
<i>D. hydeoides</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	12	viele M	20
<i>D. nigrohydei</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	12	—	17
<i>D. arizonensis</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	11	—	20
<i>D. mojavensis</i> PATTERSON u. CROW	NA	12	—	20
<i>D. ritae</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	15	viele M	15
<i>D. longicornis</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	11	—	15
<i>D. hamatofila</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	13	—	15

Mit Ausnahme der Forcepsflächen besitzen alle Teile des dorso-terminalen Genitalabschnittes neben gewöhnlichen Körperhaaren auch Mikrochaeten. Die Analplatten sind sehr breit und stets regelmäßig beborstet. Im Bereiche der Forcepes, deren allgemeine Gestalt die Abb. 2a wiedergibt, tritt als gruppentypisches Merkmal die Einkerbung (K) auf. Die Tab. 2 gibt Auskunft über Vorhandensein und Häufigkeit von Kamm- und Felddorsten. Wenn wir mit Tab. 1 vergleichen, fällt uns die kleine interspezifische Variabilität der Kammlänge (Kammborstenzahl) und das seltene Vorkommen von Felddorsten beim *repleta*-Typ auf. Bei *D. hydeoides*, *D. mercatorum* und *D. ritae* treten an Stelle von Forceps-Felddorsten zahlreiche Mikrochaeten auf. Die Farbe der Forceps-Zähne (FB und KB) wechselt zwischen braun, schwarzbraun und schwarz. Dieses Merkmal wird beeinflusst durch das Alter der Tiere und die Dauer der Mazeration in der Lauge: daher ist es schwierig, die artspezifische Pigmentierung zu berücksichtigen.

3. *Melanica*-Typ (*melanica*-Gruppe, *D. unimaculata*).Tabelle 3: Forceps-Ausbildung beim *melanica*-Typ.

SF = Südfrankreich. Die mit * bezeichneten Arten standen nur in wenigen Exemplaren zur Verfügung. Alle übrigen Abkürzungen s. Tab. 1 und 2.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	n
<i>D. melanica</i> STURTEVANT	NA	11	3 + viele M	20
<i>D. m. paramelanica</i> PATTERSON	NA	10—11	6 + viele M	18
<i>D. nigromelanica</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	11—13	7—9 + viele M	17
<i>D. micromelanica</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	15 16	viele M	20
<i>D. tsigana</i> BURLA u. GLOOR *	SF	13—15	2—4 + viele M	4
<i>D. unimaculata</i> STROBL *	S	11	4—6 + viele M	6

Sämtliche dorso-terminalen Genitalteile dieses Typus sind mit Mikrochaeten übersät (Genitalbogen, Analplatten und Forcepsflächen). Die Forcepsflächen sind relativ groß im Vergleich zur gesamten Körpergröße. Die Forceps-Kamm-
borsten, über deren Auftreten die Tab. 3 Auskunft gibt, sind terminal faden-
artig ausgezogen (Abb. 3a: KB). In der Form der Forcipes stimmen alle
untersuchten Arten dieses Typus überein (vgl. auch Hsu, 1949: p. 137.
Fig. 6, 7, 8).

4. *Virilis*-Typ (*virilis*-Gruppe, *robusta*-Gruppe, *polychaeta*-Gruppe)

Tabelle 4: Forceps-Ausbildung beim *virilis*-Typ. Abkürzungen wie in Tab. 1 und 2.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	n
<i>D. robusta</i> STURTEVANT	NA	9—10	2 + viele M	15
<i>D. virilis</i> STURTEVANT	NA	5—6	viele M	25
<i>D. americana</i> SPENCER	NA	5—6	viele M	15
<i>D. montana</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	6	viele M	15
<i>D. littoralis</i> MEIGEN	S	9—10	2 + viele M	20
<i>D. polychaeta</i> PATTERSON u. WHEELER	NA	4—5	viele M	10

Im Gegensatz zum sehr ähnlichen *melanica*-Typ besitzt der *virilis*-Typ
stark verkleinerte Forcipes (Abb. 3b: Hsu, 1949: p. 134, Fig. 2, 3). Die Kamm-
borsten sind stumpf. Ihre Anzahl

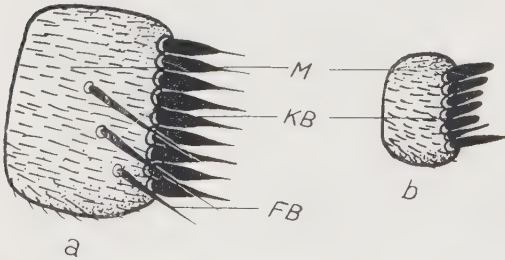


Abb. 3. a) Forceps von *D. melanica*. b) Forceps von
D. virilis. Abk. wie in Abb. 2. (Vergr. 300 ×.)

ist im Durchschnitt kleiner als
beim *melanica*-Typ (vgl. Tab. 4
und Tab. 3!). *D. littoralis* (Hsu,
1949: p. 141, Fig. 9) bildet be-
züglich der relativen Forceps-
größe eine Ausnahme. Es muß
aber eine Zuteilung zum *virilis*-
Typ erfolgen, weil sämtliche Merk-
male des ventralen Genitalab-
schnittes (siehe S. 461) *virilis*-
ähnlich ausgebildet sind.

5. *Willistoni*-Typ (*willistoni*-Gruppe)

Tabelle 5: Forceps-Ausbildung beim *willistoni*-Typ

KF = Kammform. Die mit * bezeichneten Arten standen nur in weiblichen Exemplaren zur Ver-
fügung. Die mit o bezeichnete Art gehört nach BURLA (persönliche Mitteilung) ebenfalls zur
willistoni-Gruppe. Übrige Abkürzungen siehe Tab. 1 und 2.

Untersuchte Arten	Herkunft	KF	KB	FB	n
<i>D. willistoni</i> STURTEVANT	SA	winkelig	14	—	20
<i>D. paulistorum</i> DOBZH. u. PAVAN	SA	winkelig	15	—	20
<i>D. tropicalis</i> BURLA u. DA CUNHA	SA	winkelig	15	—	10
<i>D. equinoxialis</i> DOBZHANSKY	SA	winkelig	15	—	12
<i>D. nebulosa</i> STURTEVANT	SA	gerade	13	3—4	20
<i>D. fumipennis</i> *	SA	?	?	?	—
<i>D. capricorni</i> *	SA	?	?	?	—
Unbeschriebene Art o	SA	schwach winkelig	16	—	10

Die ventralen Endigungen des Genitalbogens sind außerordentlich breit und nach innen traufenartig umgefaltet (Abb. 4a: TR). Diese Falte ragt terminal etwas vor, biegt nachher gegen dorsal um und endet mit einer langen Borste direkt unterhalb der Forcipes. Dieses merkwürdige Verhalten ist ausschließlich bei den *willistoni*-Arten anzutreffen (vgl. Abb. in Hsu, 1949: p. 130, Fig. 3 9!). Die Analplatten (AP) sind lang und schmal. Sie sind regelmäßig mit Borsten besetzt. Der Borstenkamm auf den Forcipes hat die Form eines rechten Winkels. Er beansprucht den Forceps-Medialrand und -Dorsalrand (Abb. 4a). Was die Kammform betrifft, so macht lediglich *D. nebulosa* (Tab. 5) eine Ausnahme (Abb. 4b). Außerdem besitzt die genannte Art merkwürdig geformte Feldborsten (FB in Abb. 4b). Sie sind alle (Tab. 5) nach dorsal gerichtet.

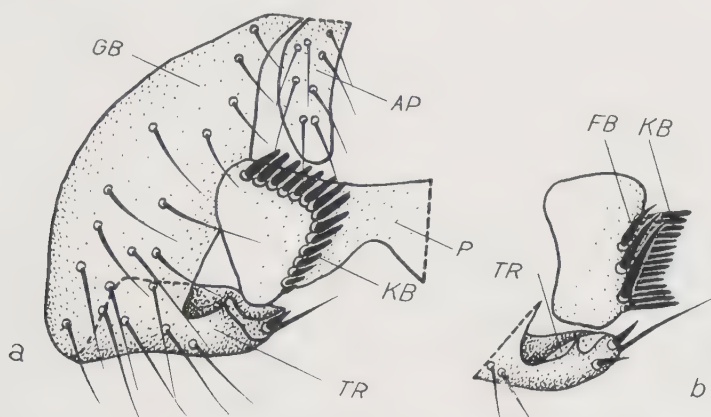


Abb. 4. a) Dorso-terminaler Genitalabschnitt von *D. tropicalis* (linke Hälfte). b) Forceps und ventrale Genitalbogenregion von *D. nebulosa*. AP = Analplatte. GB = Genitalbogen. TR = Genitalbogen-Traufe. Übrige Abk. wie in Abb. 2. (Vergr. 340 $\times$.)

6. *Saltans*-Typ (*saltans*-Gruppe).

Wie beim *willistoni*-Typ sind auch beim *saltans*-Typ die ventralen Endigungen des Genitalbogens außerordentlich stark verbreitert. Die saumartigen Ränder zeigen einen (*D. prosaltans*, *D. rectangularis*, *D. sturtevantii* und *D. cordata*) oder zwei (*D. elliptica* und *D. emarginata*) spießartige Fortsätze (Hsu, 1949: p. 129, Fig. 6—9). Da Hsu (1949) die Forcipes in Lateralansicht wiedergegeben hat, fügen wir die Abb. 5a—d mit den Forceps-Flächenansichten hinzu; denn nur so können wir die Borstenanordnung exakt darstellen. Aus der Tab. 6 folgt, daß *D. prosaltans* und *D. rectangularis* (Abb. 5a) einerseits, sowie *D. elliptica* und *D. emarginata* (Abb. 5d) andererseits, in der Forceps-Organisation übereinstimmen. Tab. 6 zeigt außerdem in Verbindung mit den Abb. 14, 15 u. 16, daß eine Korrelation besteht zwischen Forcepsausbildung und Penisapparat.

Die Analplatten haben mit Ausnahme der breiten Formen bei *D. elliptica* und *D. emarginata* die gleiche Form wie beim *willistoni*-Typ.

Tabelle 6: Forceps-Ausbildung beim *saltans*-Typ.
LB = Langborsten PA = Penisapparat mv = in medio- ventraler Ecke.
Übrige Abkürzungen s. Tab. 1.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	LB	PA	n
<i>D. prosaltans</i> DUDA = <i>D. sellata</i> STVT.	NA	— Abb. 5a	25—30 auf ganzer Fläche	mv	Abb. 14c	20
<i>D. rectangularis</i> STVT.	NA	— Abb. 5a	25—30 auf ganzer Fläche	mv	Abb. 14c	20
<i>D. sturtevantii</i> DUDA — <i>D. biopaca</i> STVT.	NA	6—7 Abb. 5b	9—11 nur im dor- salen Gebiet.	Mitte d. Medial- Kante	Abb. 16b	20
<i>D. cordata</i> STVT.	NA	7—9 Abb. 5c	—	mv	Abb. 16a	20
<i>D. elliptica</i> STVT.	NA	10—12 Abb. 5d	35—40 auf ganzer Fläche	mv	Abb. 15b	20
<i>D. emarginata</i> STVT.	NA	10—12 Abb. 5d	35—40 auf ganzer Fläche	mv	Abb. 15a	20

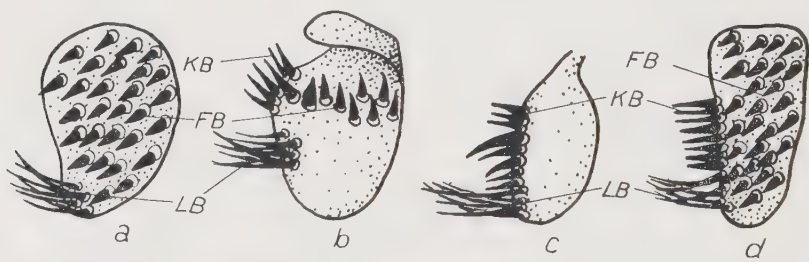


Abb. 5. Forceps des *saltans*-Typs. a) *D. prosaltans* und *D. rectangularis*. b) *D. sturtevantii*. c) *D. cordata*. d) *D. emarginata* und *D. elliptica*. Abk. wie in Abb. 2. (Vergr. 340 X.)

7. *Melanogaster*-Typ (*melanogaster*-Gruppe).

Tabelle 7: Forceps-Ausbildung beim *melanogaster*-Typ.
FO = Formosa AP = Analplatten FK = Forcepskamm FF = Forcepsfläche MB = Makroborste.
Die Angaben für *D. ananassae* sind der Arbeit von MALOGOLOWKIN (1948) entnommen, da ich
nur weibliche Tiere zur Verfügung hatte. Übrige Abkürzungen s. Tab. 1.

Untersuchte Arten	Herkunft	Posterior- Fortsatz	AP	FK	n
<i>D. melanogaster</i> MEIGEN	S	klein deckt FK	nur ge- wönl. Haare	kurz (1)	50
<i>D. simulans</i> STURTEVANT	NA	groß deckt fast ganze FF	dito	kurz (1)	30
<i>D. ananassae</i> DOLESCHALL	NA	sehr klein	2-teilig. 2 MB	kurz	—
<i>D. takahashii</i> STVT.	FO	ehlt	nur ge- wönl. Haare	lang (12 KB)	20

Es handelt sich hier um Arten, die bereits eingehend untersucht worden sind (SALLES, 1947; MALOGOLOWKIN, 1948; Hsu, 1949). SALLES (1947) beschreibt ausführlich die Geschlechtsapparate von *D. melanogaster* und *D. simulans* und fügt exakte Vergleiche beider Arten bei. MALOGOLOWKIN (1948) stellt eigene Beobachtungen an *D. ananassae* den Resultaten von SALLES (1947) gegenüber. Über *D. takahashii* erhalten wir Auskunft durch Hsu (1949: p. 96 u. p. 131, Fig. 9). Die zitierte Abb. in Hsu (1949) zeigt deutlich die fächerartige Gestalt der Forceipes von *D. takahashii*. 10–15 Kammborsten bilden einen nach medial konvexen Kamm (vgl. auch Tab. 7: KB). In der Nähe der Forceps-Stiele befinden sich zwei starke schwarze Dornen (Hsu, 1949: Fig. 9). Die Genitalbogenenden sind bei *D. takahashii* ventral fast rechtwinklig medialwärts abgebogen, so daß eine Berührung des rechten und linken Endes zustande kommt. Die Analplatten sind bei den 4 Arten mehr oder weniger gleich gestaltet und beborstet. Bei *D. ananassae* beschreibt MALOGOLOWKIN (1948, p. 34) eine paarige Struktur ventral der Analplatten. Die von ihr als „cerci“ bezeichneten und in Abb. 5 u. 6 (MALOGOLOWKIN, 1948) abgebildeten dreieckigen Chitinplättchen tragen je eine Makroborste. Auch Hsu (1949, Fig. 3–6) beschreibt und skizziert diese Gebilde, denen er den provisorischen Namen „secondary clasper“ gibt. Über eine mögliche Deutung dieser Strukturen wird später (S. 475) berichtet.

Viel einheitlicher als der dorso-terminale Genitalabschnitt erscheint der ventrale (s. S. 465), sowie die charakteristische Gestalt des Samenpumpensklerits (SALLES, 1947, MALOGOLOWKIN, 1948 u. NATER, 1951).

8. *Obscura*-Typ (*obscura*-Gruppe, *D. duncani*).

Tabelle 8: Forceps-Ausbildung beim *obscura*-Typ.
Abkürzungen wie in Tab. 1 und 2.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	n
<i>D. alpina</i> BURLA	S	—	—	20
<i>D. azteca</i> STURTEVANT u. DOBZHANSKY	NA	5	—	20
<i>D. persimilis</i> DOBZHANSKY u. EPLING	NA	5–6	4	20
<i>D. algonquin</i> STURTEVANT u. DOBZHANSKY	NA	7	—	20
<i>D. miranda</i> DOBZHANSKY	NA	7	4	20
<i>D. subobscura</i> COLLIN	S	7	—	20
<i>D. tristis</i> FALLÉN	S	7	—	20
<i>D. pseudoobscura</i> FROLOWA	NA	7–8	4	20
<i>D. obscuroides</i> POMINI	S	8	—	20
<i>D. ambigua</i> POMINI	S	8	—	20
<i>D. affinis</i> STURTEVANT	NA	8–9	—	20
<i>D. bifasciata</i> POMINI	S	10	—	20
<i>D. helvetica</i> BURLA	S	11	—	15
<i>D. duncani</i> STURTEVANT	NA	12–14	viele M	10

Der beim *melanogaster*-Typ (Tab. 7) beschriebene Posterior-Fortsatz hat beim *obscura*-Typ eine stärkere Entwicklung erfahren. Er umgibt mit Ausnahme von *D. duncani* die sehr kleinen Forceipes taschenartig (Abb. 6a: PF). Bei *D. alpina* (Tab. 8) konnte kein Forcepskamm nachgewiesen werden: der

Posterior-Fortsatz ist jedoch stark entwickelt und zeigt deutlich die taschenartige Natur (BURLA 1951: p. 97, Abb. 23). Weitere Abbildungen finden sich in Hsü's Arbeit (1949: p. 132, Abb. 1—9). Die Forcipes sind s-förmig verbogene, stielartige Strukturen, welche mit Ausnahme von *D. helvetica* (s. Hsü 1949: p. 132, Abb. 4: KB) regelmäßig ausgebildete Kämme tragen. Wie Tab. 8 zeigt, kommen nur bei drei der untersuchten Arten dieses Typus Feldzähne (FB) vor. Die erwähnte Tabelle läßt auch erkennen, daß sich die einzelnen Arten in der Kammborsten-Anzahl unterscheiden. Die Analplatten der Arten *D. subobscura* und *D. obscuroides* haben derart charakteristische Formen und Borstenmuster,

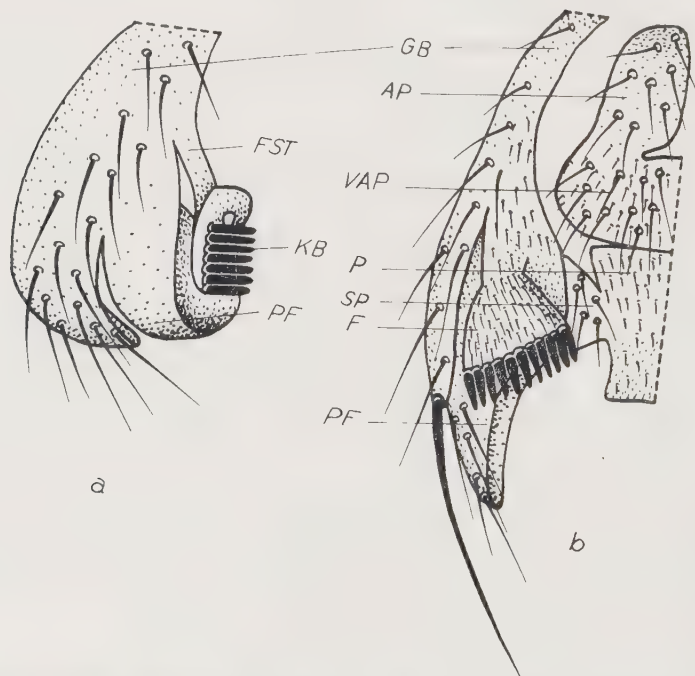


Abb. 6. Dorso-terminale Genitalabschnitte (linke Hälften) des *obscura*-Typs. a) *D. algonquin*. b) *D. duncani*. PF = Posterior-Fortsatz. VAP = Ventralsanalplatte. SP = Laterale Brückenplättchen. F = Forcipes. Übrige Abk. wie in Abb. 2 und 4. (Vergr. 340 $\times$.)

daß man dieses Merkmal zur Erkennung der erwähnten Arten benutzen könnte (vgl. BURLA 1951, p. 88, Abb. 19 a u. 19 c). *D. duncani*, eine Art aus der Unter-gattung *Hirtodrosophila*, gleicht in mancher Beziehung dem *obscura*-Typ, so daß ich eine Zuteilung zu diesem Typ vornehmen muß. Über die Bedeutung dieser Einordnung wird in der Diskussion Näheres ausgesagt (S. 483). Bei *D. duncani* (Abb. 6 b) sind die Posterior-Fortsätze (PF) ähnlich gestaltet wie bei den *obscura*-Arten: die Forcipes (F) liegen jedoch außerhalb der Tasche. Sie haben Fächerform (Hsü 1949: p. 128, Abb. 1). Der Kamm ist auch bei dieser Art des *obscura*-Typus sehr regelmäßig. Die männlichen Analplatten von *D. duncani*

(Abb. 6 b) sind in ihrem dorsalen Bereich (AP) *obscura*-typisch ausgebildet: ventral jedoch sind sie beiderseits verwachsen mit einer dritten, horizontal liegenden und spangenartigen Analplatte (VP). Letztere geht mittels einer Intersegmentalhaut direkt in die Brücke (P) über. Diese Verhältnisse gleichen auffallend den von NEWBY bei *virilis*-Intersexen beschriebenen (NEWBY, 1942: p. 119, Abb. 8 b u. 8 c). Demnach wäre die dritte Analplatte der ventralen weiblichen Analplatte homolog; die zwei dorsalen männlichen Analplatten würden der dorsalen weiblichen entsprechen. Näheres über diese interessanten Zusammenhänge findet sich bei der Beschreibung der weiblichen Analplatten (S. 474).

9. *Victoria* - Typ (*victoria*-Gruppe).

Tabelle 9: Forceps-Ausbildung beim *victoria*-Typ.

I = Italien HB = Hypandrium-Borsten. Übrige Abkürzungen wie in Tab. 1.

Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	HB	n
<i>D. victoria</i> Sturtevant	NA	9—10	4—5	8	10
<i>D. nitens</i> Buzzati	I	12	—	14	10
<i>D. guyénoti</i> Burla	S	10	—	4	8

Die Kammborsten der Forceps (Tab. 9, KB) stehen sehr dicht (Abb. 7 a). Die Forceps von *D. nitens* und *D. guyénoti* (Hsu, 1949: p. 142, Abb. 8) besitzen

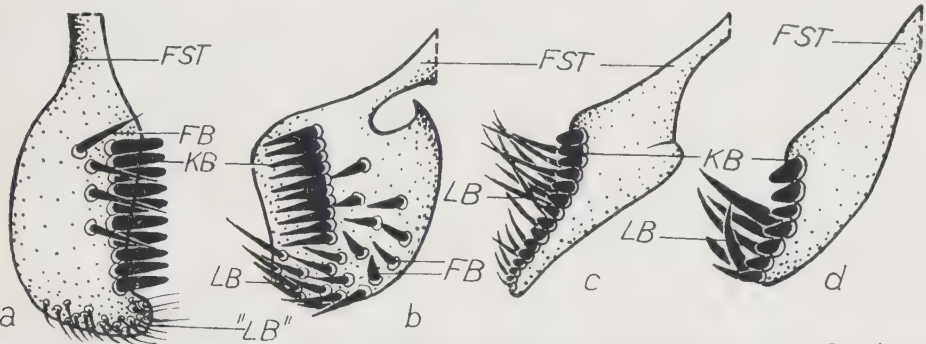


Abb. 7. a) Forceps von *D. victoria*. „LB“ = durchsichtige Börstchen anstelle von Langborsten. Übrige Abb. wie in Abb. 2. b) Forceps von *D. macrospina*. c) Forceps von *D. immigrans*. d) Forceps von *D. spinofemora*. Abb. wie in Abb. 2. (Vergr. 300 ×.)

dorsal kleine Warzenfortsätze. Letztere sind bei *D. guyénoti* kahl, bei *D. nitens* mit 4—5 kleinen Borsten besetzt. *D. victoria* (Abb. 7 a) besitzt als einzige Art dieses Typus Feldborsten (Tab. 9: FB). An Stelle der üblichen krummen Langborsten (Abb. 2, LB) treten bei allen untersuchten Arten dieser Gruppe 20—30 kurze durchscheinende Börstchen (Abb. 7 a: „LB“) auf. Die männlichen Analplatten berühren sich in ihrem ventralsten Drittel eng.

b) Übrige Formen.

Die im nachfolgenden Text beschriebenen männlichen dorso-terminalen Genitalien sind nach dem von WHEELER (1949) in übersichtlicher Art und

Weise zusammengestellten System geordnet. Es handelt sich ausschließlich um Arten, deren dorso-terminale Genitalien einem der in dieser Arbeit (S. 441) beschriebenen neun Typen ähnlich sehen. Die ventralen Genitalabschnitte aber zeigen so starke Abweichungen, daß eine Zuordnung zu den Typen nicht gerechtfertigt erscheint. Die hier beschriebenen Arten sind in Tab. 10 zusammengestellt.

Tabelle 10: Forceps-Ausbildung bei den übrigen, nicht den Typen zugeordneten Formen.

Abkürzungen wie in Tab. 1 und 2. Von den mit * bezeichneten Arten standen mir nur weibliche Tiere zur Verfügung.

Tab.	Untersuchte Arten	Herkunft	KB	FB	Abb.	n
10 a	<i>D. funebris</i> FABRICIUS	S	11—13	5	—	30
	<i>D. subfunebris</i> STALK. u. SPENZER	NA	7—9	5—7	—	10
	<i>D. macrospina</i> STALK. u. SPENZER	NA	10	6—9	7 b	10
10 b	<i>D. immigans</i> STURTEVANT	S	15—17	—	7 c	30
	<i>D. spinofemora</i> PATTERSON u. WHEEL.	NA	7—8	—	7 d	10
10 c	<i>D. parachrogaster</i> PATT. u. MAINLAND	NA	14—16	6	—	20
	<i>D. uniuubes</i> PATTERSON u. MAINLAND	NA	14—16	6	—	20
10 d	<i>D. annulimana</i> DUDA	SA	11—12	8—10 + viele M	—	17
	<i>D. gibberosa</i> PATT. u. MAINLAND	SA	14—16	8—10 + viele M	—	15
	<i>D. arassari</i> CUNHA u. PESSOA *	SA	?	?	—	—
	<i>D. ararama</i> PAVAN u. CUNHA *	SA	?	?	—	—
10 e	<i>D. tripunctata</i> LOEW	NA	9	3	8 b	12
10 f	<i>D. cardini</i> STURTEVANT	NA	7—8	10—12	—	20
10 g	<i>D. subbadia</i> PATTERSON u. MAINLAND	NA	7—8	16	9 a	20
10 h	<i>D. histrio</i> MEIGEN	S	15—17	2—3	—	20
10 i	<i>D. pallida</i> ZETTERSTEDT, DUDA	S	8—10	15—20	9 b	4
			9—11			
10 k	<i>D. nigrosparsa</i> STROBL, DUDA	S	8	—	9 c	4
10 l	<i>D. grischuna</i> BURLA	S	12—16	2—4	9 d	4
10 m	<i>D. busckii</i> COQUILLET	S	13	viele M	9 e	20
10 n	<i>D. acanthoptera</i> WHEELER	NA	6—8	5—6	9 f	18
10 o	<i>Scaptomyza graminum</i> FALÉN	S	20—30	—	9 g	20
10 p	<i>Chymomyza procnemis</i> WILLISTON	NA	8—10	—	—	2
10 q	<i>Zaprionus vittiger</i> COQUILLET	S	—	6—7 große 12 kleine	9 h	4

Funebris-Gruppe.

Die drei untersuchten Arten dieser Gruppe (Tab. 10 a) sind nach STALKER und SPENCER (1939) bezüglich der Ausbildung von Genitalbogen, Forceps und Analplatten zu unterscheiden. Es treten breite Genitalbögen mit starken Borsten auf. *D. funebris* besitzt auf den Genitalbogenendigungen grobe schwarze Dornen (Hsu, 1949: p. 135, Fig. 1). Auch die Forceps sind sehr kräftig gestaltet, jedoch erscheinen die dazugehörenden Forcepsstiele sehr schwächig (Abb. 7 b: FST). Alle untersuchten Arten dieser Gruppe besitzen Forceps-Feldzähne (Abb. 7 b: FB und Tab. 10 a). Bemerkenswert sind vor allem die männlichen Analplatten. Sie besitzen in ihrer medialen Randzone übermäßig große Dornen, deren Anzahl und Größe sehr stark variiert (Hsu, 1949: p. 135, Abb. 1—4). Über die Bedeutung dieser Dornen bei der Kopulation wird im Abschnitt V. (S. 479) eingehend berichtet.

Immigrans-Gruppe.

Hier sind lange und schmale Flächen vorherrschend. Das gilt vor allem für die Forcipes, deren ventrale Abschnitte wie ausgezogen erscheinen (Hsu, 1949: p. 138 Abb. 7 u. 8). Ihre Medialkante zeigt eine Einbuchtung. Deshalb lassen die Forcipes auch in geschlossener Stellung eine ovale Öffnung zwischen sich frei. Die Kammborsten (Abb. 7 c u. d: KB) sind klein und stumpf. Über ihre Anzahl orientiert die Tab. 10 b. Die beim *quinaria*-Typ nur in medio-ventraler Forcepsecke stehenden „Langborsten“ (s. Abb. 2, LB) besetzen bei den Vertretern der *immigrans*-Gruppe fast die ganze Forceps-Medialkante (Abb. 7 c u. d: LB) und sind stark entwickelt. Die Analplatten lassen sich von solchen des *quinaria*-Typs (Abb. 1) nicht unterscheiden.

Rubrifrons-Gruppe.

Die dorso-terminalen Genitalabschnitte der zwei untersuchten Vertreter dieser Artgruppe gleichen sehr stark denjenigen des *quinaria*-Typs. Da sie aber auf Genitalbogen und Analplatten auch noch Mikrochaeten besitzen, können

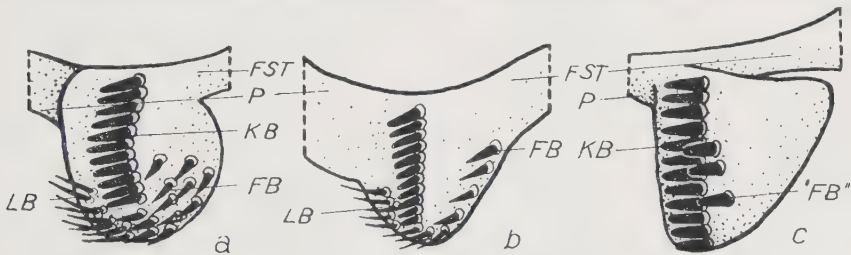


Abb. 8. a) Forceps von *D. suboccidentalis*. b) Forceps von *D. tripunctata*. c) Forceps von *D. histrio*. Abb. wie in Abb. 2. Vergr. 380 $\times$.

sie nicht dem *quinaria*-Typ zugeordnet werden. Tab. 10 c gibt Aufschluß über die untersuchten Arten dieser Gruppe und deren Forcepsborsten-Verhältnisse.

Annulimana-Gruppe.

Auf allen Teilen des dorso-terminalen Genitalabschnittes sind Mikrochaeten vorhanden. Die Genitalbögen besitzen große Posterior-Fortsätze (Hsu, 1949: p. 140, Abb. 3 u. 4). Der Besitz dieser Fortsätze macht neben der Anwesenheit von Mikrochaeten die Zuordnung zur *quinaria*-Gruppe unmöglich, obwohl die Forcipes auffallend *quinaria*-typisch ausgebildet sind (Tab. 10 d und Tab. 1).

Tripunctata-Gruppe.

D. tripunctata (vgl. Tab. 10 e und Abb. 8 b) unterscheidet sich vom *quinaria*-Typ (Abb. 8 a) durch das Auftreten eines breiten Forcepsstiels (FST) und einer auf ganzer Medialrandbreite an den Forcipes ansetzenden breiten Pons (P). Auf den dorsalen Regionen von Analplatten und Genitalbögen treten Mikrochaeten auf.

Cardini-Gruppe.

D. cardini (Tab. 10f) besitzt charakteristische Borstenmuster auf Analplatten und Forcipes (s. Hsu, 1949: p. 138, Abb. 3). In der medioventralen Analplatten-Ecke sitzt je eine lange Borste, welche bis zum Unterrand der Forcipes reicht. Die wie üblich mit Kamm versehenen Forcipes besitzen nur in ihrem Dorsalbereich Feldborsten (Tab. 10f: FB).

Guarani-Gruppe.

D. subbadia (Tab. 10g) hat große Ähnlichkeit mit *D. cardini*. Das zeigt sich vor allem in Forcepsform und -Borstenmuster, sowie in der Behaarung

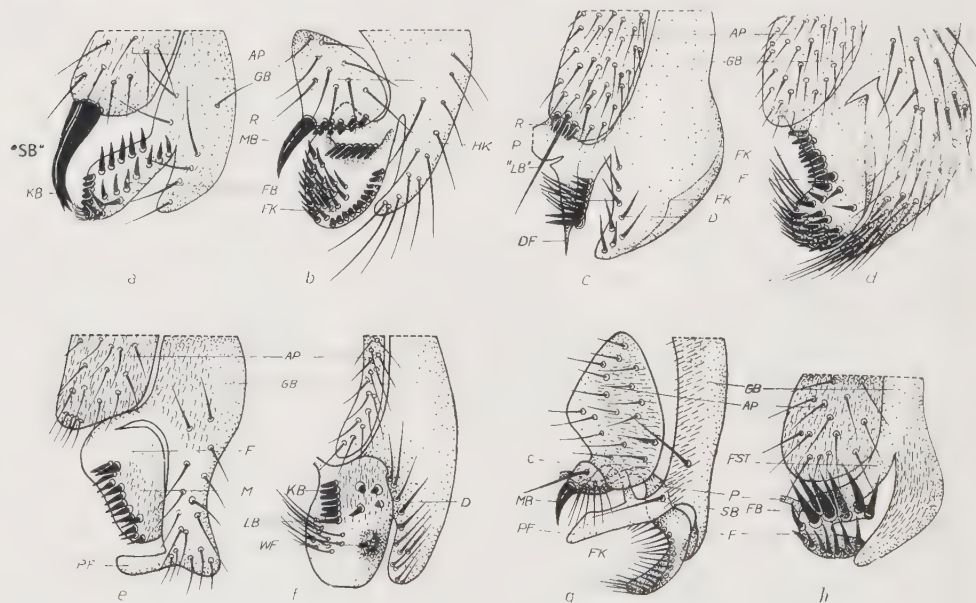


Abb. 9. Dorso-terminale Genitalabschnitte (rechte Hälften). a) *D. subbadia*. b) *D. pallida*. c) *D. nigrosparsa*. d) *D. grischuna*. e) *D. busckii*. f) *D. acanthoptera*. g) *Scaptomyza graminum*. h) *Zoprius vittiger*. D = Dorsalwärts gerichtete Genitalbogen-Borsten. WF = Warzenfortsatz. C = Ventraler Analplatten-Abschnitt. MB = Makroborste. SB = spiralisches Band. „SB“ = „Sammelborsten“. R = Zähne der Analplatten. HK = Horizontalkamm. „LB“ = „Langborste“ auf Analplatten. DF = Dornfortsatz. Übrige Abb. wie in Abb. 2 und 4. (Vergr. 120 ×).

der Analplatten (Abb. 9a). Auf den Analplatten (AP) von *D. subbadia* steht allerdings nicht nur eine „Langborste“ in medio-ventraler Ecke, sondern 2—3 große „Sammelborsten“ („SB“) pro Analplatte. Diese „Sammelborsten“ sind offensichtlich das Produkt einer Borstenverschmelzung, da sich an ihrem Grunde mehrere Basiszellen befinden (Abb. 9a).

Die folgenden Beschreibungen dorso-terminaler männlicher Genitalien betreffen Vertreter verschiedener *Drosophiliden*-Genera und Untergattungen des Genus *Drosophila*, von welchen mir je nur eine einzige Art zur Verfügung stand. Ferner werden die Genitalien einiger Arten beschrieben, bei denen die

systematische Einordnung noch nicht endgültig durchgeführt werden konnte (BURLA, 1950 a: *D. grisea*; BURLA, 1951: *D. histrio*, p. 121: *D. pallida*, p. 124: *D. nigrosparsa*, p. 125). Tab. 10 h---q gibt eine Übersicht über die nachfolgend berücksichtigten Arten.

D. histrio.

Mit Ausnahme der Analplatten sind alle Teile des dorso-terminalen Genitalabschnittes *quinaria*-typisch gestaltet. Die in der Arbeit von BURLA (1951: Abb. 39, F) abgebildeten Forceps und Analplatte lassen die Unterscheidungsmerkmale gegenüber der Ausbildung des *quinaria*-Typs deutlich erkennen (Abb. 8 c). Der Forcepskamm (Tab. 10 h) besitzt in seiner Dorsalpartie 2-3 unmittelbar benachbarte „Feldborsten“. Letztere muten wie Verdoppelungen einzelner Kamm-borsten an. Daß eine Verdoppelung eines Borstenmusters bei *Drosophila* experimentell bewirkt werden kann, zeigten HADORN und FRITZ (1950) für das Borstenmuster der weiblichen Vaginalplatten von *D. melanogaster*. Die Analplatten von *D. histrio* laufen ventral in zwei Fortsätze aus, deren längerer lateraler 1-2 zahnartige Borsten trägt (vgl. HSU, 1949: p. 141, Abb. 5!). Die Abb. 8 a—c dient zum Vergleich von *D. histrio* und *quinaria*-Typ einerseits, *D. histrio* und *D. tripunctata* andererseits. Nach BURLA (1951: p. 123) besteht eine weitgehende Übereinstimmung in der Morphologie von *D. histrio* und *D. tripunctata*. BURLA benützte zu diesem Vergleich alle taxonomisch bedeutsamen Merkmale mit Ausnahme der äußeren Geschlechtsorgane. Darin unterscheiden sich aber die beiden Arten wesentlich (Abb. 8 b und c), was vor allem durch das allgemeine Borstenmuster von Analplatten und Forceps zum Ausdruck kommt. Noch viel erheblicher sind die Unterschiede zwischen *D. histrio* und *D. tripunctata* im ventralen Genitalabschnitt (vgl. S. 469 u. S. 471!).

D. pallida.

Diese Art unterscheidet sich von allen bisher in dieser Arbeit beschriebenen *Drosophila*-Arten in Gestalt und Beborstung von Analplatten und Forcepsflächen (Abb. 9 b). Erstere sind dreieckig (dorsal spitz, ventral breite Basis) und besitzen in der ventralen Randzone 15-20 dichtstehende zahnartige Borsten (R), sowie in medioventraler Ecke einen großen Dorn (MB). Die ebenfalls dreieckigen Forceps sind mit einem horizontal stehenden Kamm (HK) ausgerüstet (Tab. 10 i). Letzterer befindet sich auf einem nach terminal gerichteten Fortsatz (Abb. 9 b). Eine zweite Kambildung (FK) trifft man auf dem genitalbogenwärts gerichteten Forcepsrand an (Tab. 10 i, untere Zahl KB). Die ganze Fläche zwischen diesen beiden Kämmen ist mit hellen Feldborsten (Tab. 10 i: FB) besetzt (Abb. 9 b: FB).

D. nigrosparsa.

Auch die Art *D. nigrosparsa* weist eine große Zahl nur für sie typischer Merkmale auf. Die ventralen Endigungen des Genitalbogens (Abb. 9 c: GB) sind taschenartig ausgeweitet. Die Borsten des Genitalbogen-Medialrandes (D)

sind gerade und weisen nach dorsal. Ein gleiches Verhalten wurde nur noch bei *D. acanthoptera* (Abb. 9f) festgestellt: bei allen andern untersuchten Arten fehlen entweder dort jegliche Haare oder dann, wenn vorhanden, weisen sie nach ventral. Die Forceipes sind schmal-dreieckig (Spitze nach ventral gerichtet). Ihr Kamm (Tab. 10k) besteht aus ungleichlangen Borsten (Abb. 11c: FK). Die ventrale Forceips-Spitze läuft medial in einen dornähnlichen Fortsatz aus (Abb. 9c: DF). Die Analplatten (AP) haben eine ähnliche Form wie bei *D. emarginata* (s. S. 445); ihr Borstenmuster gleicht jedoch auffallend demjenigen von *D. pallida*, mit dem einzigen Unterschied, daß *D. nigrosparsa* eine „Langborste“ („LB“) an stelle eines Analplattendornes besitzt (vgl. Abb. 9b: MB).

D. grischuna.

Der Genitalbogen (Abb. 9d: GB) ist ventral weit ausladend. Er ist dicht mit schwarzen Borsten übersät. Die Forceipes (F) haben Halbmondform; ihre konkave Medialkante trägt einen langen, unregelmäßigen Forcepskamm (FK) (Tab. 10l). Die Analplatten gleichen denjenigen von *D. emarginata*, also einer Art des *saltans*-Typus (vgl. auch BURLA, 1950 a).

D. busckii.

Der Genitalbogen besitzt jederseits einen unbehaarten, nach medial gerichteten Posterior-Fortsatz (Abb. 9e: PF). Dieser erscheint im Vergleich zur entsprechenden Bildung bei *D. melanogaster* und *D. simulans* nach ventral verschoben (vgl. Abb. 9e mit BURLA, 1951: p. 82, Abb. 14, Pr.). Forceipes (Tab. 10m) und Analplatten (AP) sind, abgesehen vom Vorhandensein zahlreicher Mikrochaeten, *quinaria*-ähnlich organisiert (HSU, 1949: p. 129, Abb. 1).

D. acanthoptera.

Diese Vertreterin der Untergattung *Sordophila* (WHEELER, 1949b) besitzt ähnliche Genitalbögen wie *D. grischuna* (Abb. 9d); d. h. ebenfalls ventral ausgeweitete Enden geben den Genitalbögen ihr typisches Aussehen (Abb. 9f: GB). Die Genitalbögen-Medialränder zeigen steil nach dorsal gerichtete Borsten (D) wie bei *D. nigrosparsa* (Abb. 9c: D). Die Forceipes sind relativ groß und beinahe quadratisch geformt. Ihr Kamm (Tab. 10n: FK) beansprucht nur den dorsalen Drittel der Medialkante (Abb. 9f: FK). Das „Langborsten“-Büschel (LB) befindet sich in der Mitte der Medialkante wie bei *D. sturtevantii* (*saltans*-Typ, Abb. 5b: LB). Neben wenigen Forceps-Feldzähnen (Tab. 10h) sitzen auf einem lateral gelegenen Warzenfortsatz (Abb. 9f: WF) zwei zahnartige Borsten. Die Analplatten sind *saltans*-typisch organisiert.

Scaptomyza graminum.

Diese Art ist gekennzeichnet durch den Besitz eines breiten, stark sklerotisierten Genitalbogens, der jederseits einen messerartig geformten Posterior-Fortsatz (Abb. 9g: PF) medialwärts ausschickt. Diese Fortsätze sind so lang, daß sie sich ventral der Analplatten berühren oder bisweilen sogar überkreuzen. Die Forceipes (F) haben Spangenform. Sie tragen auf ihrer Medial-

kante je einen langen Forceps-Kamm (Tab. 10 o), der aber aus gewöhnlichen spitzen Borsten besteht (Abb. 9 g: FK). Die Brücke (P) ist sehr schmal und von den Analplatten verdeckt. *Scaptomyza graminum* besitzt breite Analplatten (AP), deren ventraler Viertel (C) durch eine merkwürdige Befestigungsart und Beborstung auffällt. Er ist durch ein spiralisches Band (SB) mit dem Posterior-Fortsatz verbunden. Die Verbindung mit dem dorsalen Teil der Analplatten ist etwa so breit wie $\frac{2}{3}$ der größten Analplattenbreite (vgl. auch Hsu, 1949: p. 127, Abb. 5). Die von Hsu (1949) wiedergegebene Abbildung ist jedoch stark schematisiert: man erkennt darin weder die genaue Abgrenzung der Forceipes, noch die interessante Verbindung der Analplatten mit den Genitalbogen. Die von MALOGOLOWKIN (1948: Abb. 5 u. 6) als „cerci“ bezeichneten Strukturen bei *D. ananassae* (vgl. auch S. 447) gleichen in Lage, Form und Borstenmuster den ventralen Analplatten-Abschnitten von *Scapt. graminum*. Auch diese (Abb. 9 g: C) tragen neben gewöhnlichen Haaren eine Makroborste (MB).

Chymomyza procnemis.

Der dorsale Teil des Genitalbogens dieser Art ist sehr breit. Ventral verjüngt sich der Genitalbogen jederseits und läuft schließlich in schmale Fortsätze aus (Hsu, 1949: p. 126, Abb. 7). Die Forceipes (Tab. 10 p) sind unscheinbar und besitzen einen regelmäßigen Kamm. Die durch die Kammborsten (KB) beschriebene Ebene liegt bei *Ch. procnemis* sagittal und nicht transversal wie bei den andern untersuchten Arten. Die Analplatten sind *willistoni*-typisch (Hsu, 1949) ausgebildet.

Zaprionus vittiger.

Die ventralen Endigungen des Genitalbogens sind gleich gestaltet wie bei *D. nigrosarsa* (Abb. 9 c u. h). Die Forcepsstiele tragen hakenartig geformte, kammlöse Forceipes (Abb. 9 h: FST u. Tab. 10 q). Auf der dorsalen Partie der Forcepsfläche finden sich stets kräftigere Feldborsten (FB) als auf der ventralen. Auf den elliptischen Analplatten sitzen neben gewöhnlichen Haaren auch Mikrochaeten (Abb. 9 h: AP).

B. Die ventralen Genitalabschnitte.

Die morphologische Untersuchung der dorso-terminalen Genitalabschnitte hat ergeben, daß es gelingt, trotz der verwirrenden Mannigfaltigkeit einzelne charakteristische Typen festzustellen, denen je verschiedene Arten zugeordnet werden können. Es handelt sich allerdings um neun „isoliert stehende“ Typen: man findet kaum Übergangsformen und somit keine morphologische Reihe.

Die Untersuchung der ventralen Genitalabschnitte ist unabhängig von derjenigen der dorso-terminalen Genitalabschnitte durchgeführt worden. Erst das Untersuchungs-Ergebnis wurde dann mit der systematischen Literatur (vor allem WHEELER, 1949 b) verglichen, sowie mit den bereits aufgestellten neun Typen. Über das Resultat dieses Vergleichs wird später eingehend berichtet (S. 483).

In der bisherigen Literatur finden sich noch recht wenige morphologische Angaben und Abbildungen, die den ventralen Genitalabschnitt betreffen. Morphologische Untersuchungen sind meist nur für 1—3 Arten durchgeführt worden (GLEICHAUF, 1936; SALLES, 1947; MALOGOLOWKIN, 1948; BURLA, BRITO DA CUNHA, CORDEIRO, DOBZHANSKY, MALOGOLOWKIN u. PAVAN, 1949; RIZKI, 1951).

a) Typen.

1. *Quinaria*-Typ (*quinaria*-Gruppe, *D. testacea*, *D. guttifera*).

Das Hypandrium (H) zeigt einen tiefen Einschnitt (E) von distal her (Abb. 10). An den Rändern dieses Einschnittes findet sich ein für den *quinaria*-Typ charakteristisches Borstenmuster. Letzteres besteht aus den Hypandrium-

borsten (HB), sowie aus vier mittelgroßen Borsten (hb). Am Grunde des Einschnittes gelenkt ein stark chitinisierter ungleicharmiger Hebel (A+P), der sich in der Mediansagittalebene bewegen kann. Der kürzere Arm (A) entspricht dem von SALLES (1947) bei *D. melanogaster* und *D. simulans* beschriebenen Apodem (Tragplatte). Der längere Arm (P) wird vom Penis gebildet. Das Penisende ist artspezifisch gestaltet, was aus nachstehender Beschreibung hervorgeht (vgl. auch Abb. 11 a—n!).

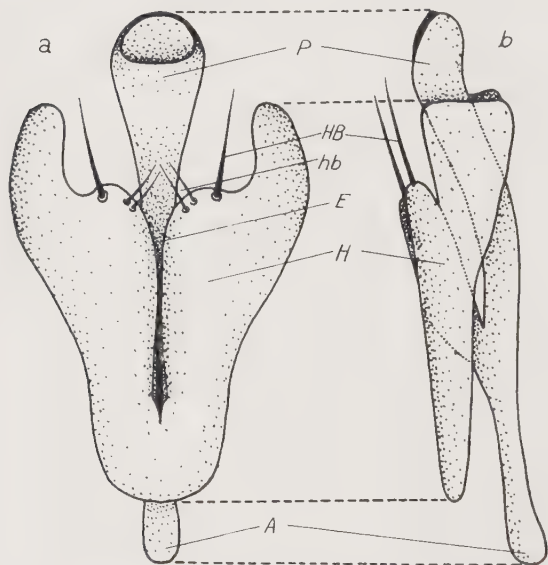


Abb. 10. Ventraler Genitalabschnitt des *quinaria*-Typs (allgemeiner Typ). a) Ventralansicht. b) Lateralansicht. E = Distaler Einschnitt. P = Penis. A = Apodem. HB = Hypandriumborsten. hb = *quinaria*-typische, zusätzliche Hypandriumborsten. H = Hypandrium. (Vergr. 300 ×.)

D. quinaria (Abb. 11 a): Penisende mit ventraler, rautenförmiger Öffnung (O). Jederseits mit dreieckigem, ungegliedertem Lappen (L).

D. tenebrosa (Abb. 11 b): Ventrale Penisöffnung oval; Seitenlappen (L) halbkreisförmig und gesägt.

D. testacea (Abb. 11 c): Öffnung (O) der ventralen Penisseite dreieckig; Seitenlappen (L) sehr schmal, gesägt.

D. munda (Abb. 11 d): Öffnung (O) ebenfalls auf der Ventralseite, länglich-oval. Ohne Seitenlappen. Penisende (PE) schnabelartig am Penisrohr ansetzend.

D. innubila (Abb. 11 e): Gleicht sehr stark *D. munda*. Auf beiden Seiten des auch hier vorhandenen Schnabels (PE) mit wenig nach ventral vorspringenden Seitenlappen (L).

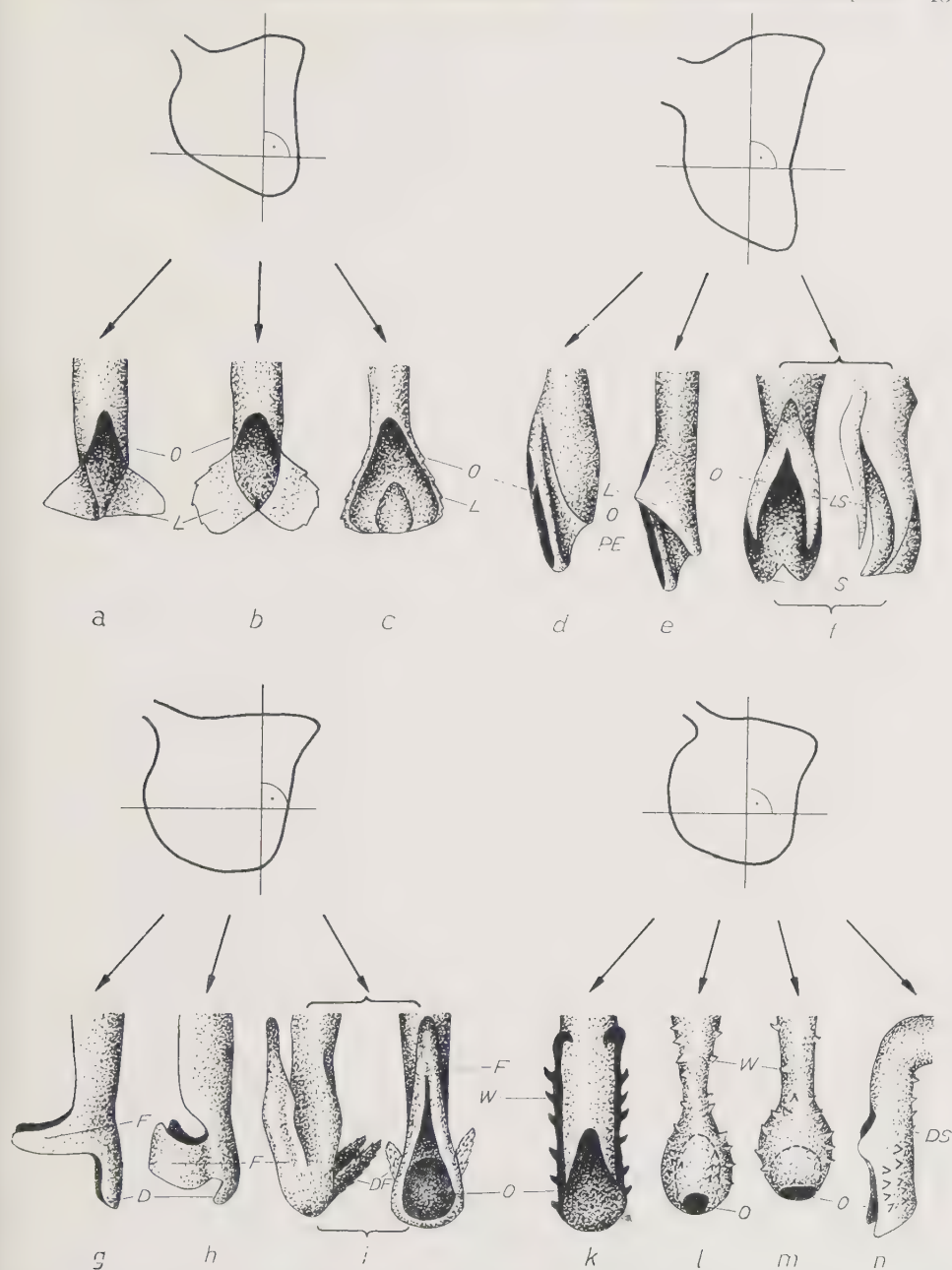


Abb. 11. Penisenden in Korrelation mit Forceps-Umrissen beim *quinaria*-Typ. a) *D. quinaria* (Ventralansicht). b) *D. tenebrosa* (Ventralansicht). c) *D. testacea* (Ventralansicht). d) *D. munda* (Lateralansicht). e) *D. innubila* (Lateralansicht). f) *D. kuntzei* (links Ventralansicht, rechts Lateralansicht). g) *D. limbata* (Lateralansicht). h) *D. guttifera* (Lateralansicht). i) *D. phalerata* (links Lateralansicht, rechts Ventralansicht). k) *D. suboccidentalis* (Ventralansicht). l) *D. transversa* (Dorsalansicht). m) *D. subquinaria* (Dorsalansicht). n) *D. palustris* (Lateralansicht). Erklärung der Abb. siehe Text S. 456/8!) (Vergr. 250 $\times$.)

D. kuntzei (Abb. 11 f): Öffnung (O) des Penisrohrs endständig-ventral. Dorsale Rohrpartie in zwei kurze Spitzen (S) auslaufend; ventrale mit zwei langen, verstärkten Spitzen (LS).

D. limbata (Abb. 11 g): Dorsales Penisende (D) dachartig geformt; ventral zwei schlanke Fortsätze (F).

D. guttifera (Abb. 11 h): Im Prinzip gleich wie bei *D. limbata*: Ventralfortsätze (F) breiter, rechteckig. Dorsales „Dach“ sehr klein (D).

D. phalerata (Abb. 11 i): Ventrale Fortsätze (F) weit nach proximal zeigend und an ihrem Ende verwachsen. Dorsale Fortsätze (DF) mit zahnartigen Protuberanzen dicht besetzt (keine Borsten!).

D. suboccidentalis (Abb. 11 k): Ventrale Öffnung (O) kreissektorförmig, ohne Anhängsel. Penisrohr lateral mit Widerhaken (W). Sehr stark chitinisiert.

D. transversa (Abb. 11 l): Penisende zu einer kleinen Kugel angeschwollen und unregelmäßig mit widerhakenähnlichen Protuberanzen (W) besetzt. Öffnung (O) eiförmig.

D. subquinaria (Abb. 11 m): Mit Ausnahme der Form der Penisöffnung (O) gleich wie bei *D. transversa*. Penisöffnung kreisförmig.

D. palustris (Abb. 11 n): Penisende stark nach dorsal abgeknickt, nicht angeschwollen. Einige zahnförmige Protuberanzen auf der Dorsalseite (DS).

Die Abb. 11 zeigt außerdem, wie Forcepsform und Penisorganisation miteinander korreliert sind (vgl. auch Tab. 1). Eine erste Gruppe umfaßt die Arten *D. quinaria*, *D. tenebrosa* und *D. testacea*. Sie besitzen niedrige, ventral ziemlich spitz endigende Forcipes und Penes mit mehr oder weniger stark entfalteten Flügeln (Abb. 11 a—c). Eine zweite Gruppe mit *D. munda*, *D. innubila* und *D. kuntzei* besitzt hohe, ventral spitz auslaufende Forcipes und leicht kolbenartig angeschwollene Penes (Abb. 11 d—f). Die dritte Gruppe umfaßt die Arten *D. limbata*, *D. guttifera*, *D. phalerata*, *D. suboccidentalis*, *D. transversa*, *D. subquinaria* und *D. palustris* (Abb. 11 g—n). Diese Arten haben niedrige, ventral kreisförmig gerundete Forcipes und mit deutlichen Fortsätzen oder Widerhaken ausgerüstete Penes.

2. *Repleta*-Typ (*repleta*-Gruppe).

Die Ausbildung der Kopulationsapparate dieser Gruppe weist auf eine Vermittlerstellung zwischen *quinaria*- und *melanica*-Typ hin. Man findet nämlich sämtliche denkbaren Übergänge von großen, mit Fortsätzen bewehrten Penisapodem-Hebeln (*quinaria*-ähnlich) zu unscheinbaren löffelartigen Hebeln bei den Vertretern des *repleta*-Typs (Abb. 12 a—i). Charakteristische Eigenschaften des *repleta*-Typs sind: Hypandrien mit 2 kleinen Hypandriumborsten; Penisapodemhebel (P+A) ohne borstenähnliche Protuberanzen; Penis auch dorsal geöffnet, d. h. aus zwei terminal verwachsenen Lamellen zusammengesetzt.

Die in Abb. 12 wiedergegebene morphologische Reihe bestätigt die früher geschilderte Samenpumpensklerit-Reihe (NATER, 1951): denn auch dort steht die *repleta*-Gruppe zwischen *quinaria*- und *melanica*-Gruppe.

Von *D. hydei* (Abb. 12a) aus kann man eine Hauptlinie verfolgen, die ein allmähliches Verschwinden der ventralen Penisfortsätze (PF) veranschaulicht. Ihr Endpunkt wird durch die Arten *D. meridiana*, *D. buzzatii* und *D. peninsularis* (Abb. 12d) verwirklicht. Ferner sind drei Seitenzweige ersichtlich. Der erste entspringt von *D. hydei* (Abb. 12a). Die *hydei*-Penisform wird beibehalten; doch die ventralen Penisfortsätze (PF) werden zu borstenähnlichen Gebilden bei *D. hydeoides* und *D. nigrohydei* (Abb. 12g) und schließlich verwachsen sie bei *D. arizonensis* und *D. mojavensis* (Abb. 12h: PF). Der zweite Seitenzweig hat seinen Ursprung bei *D. meridiana* (Abb. 12d) und zeigt ein zunehmendes Abklingen ventraler Vorsprünge. Gleichzeitig nimmt der Penis Löffelform an (Abb. 12e und f: P). Der dritte Seitenzweig führt von *D. meridiana* (Abb. 12d) zu *D. mulleri* und *D. aldrichi* (Abb. 12i), wobei ein Übergang zur spangenartigen Penisform stattfindet. Die Hauptlinie leitet von *D. meridiana* (Abb. 12d) zum *melanica*-Typ (Abb. 13) über.

Wie die Tab. 2 zeigt, stehen die Arten *D. arizonensis* und *D. mojavensis* bezüglich der Forceps-Organisation einander morphologisch sehr nahe. Im Bereiche des Kopulationsapparates kann man bei ihnen keine unterschiedlichen Merkmale feststellen. Das gleiche gilt für die Arten *D. hydeoides* und *D. nigrohydei* einerseits, sowie *D. mulleri* und *D. aldrichi* andererseits.

Auf Grund oben geschilderter Verhältnisse kann man eine Einteilung der *repleta*-Gruppe in Untergruppen vornehmen. Die Tab. 11 gibt Aufschluß über die Beziehungen dieser Untergruppen zu den von WHEELER (1949 b) erwähnten.

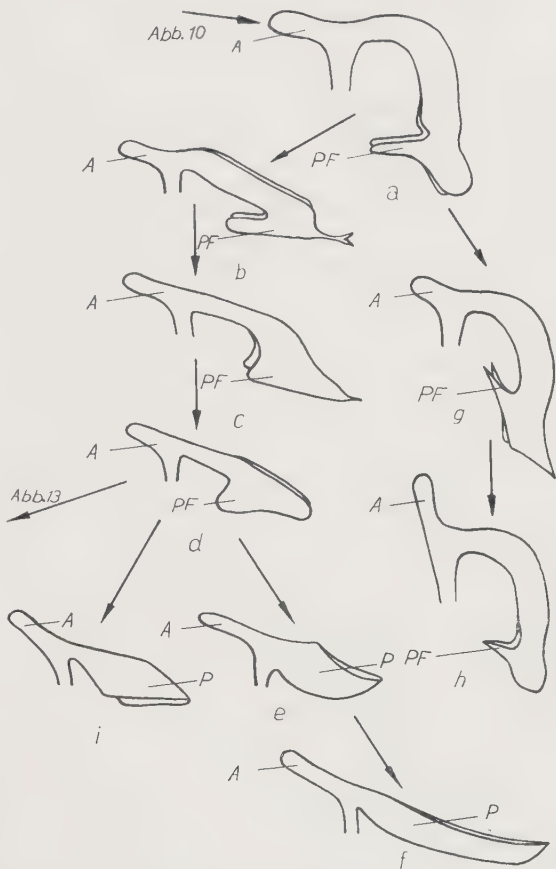


Abb. 12. Ventrale Genitalabschnitte des *repleta*-Typs (morphologische Reihe; Hypandrien nicht gezeichnet). a) *D. hydei*. b) *D. nigricruria*. c) *D. mercatorum*. d) *D. meridiana*. e) *D. buzzatii* und *D. peninsularis*. e) *D. repleta*, *D. melanopalpa* und *D. leonis*. f) *D. ritae*, *D. longicornis* und *D. hamatofila*. g) *D. hydeoides* und *D. nigrohydei*. h) *D. arizonensis* und *D. mojavensis*. PF = Penisfortsätze. Übrige Abb. wie in Abb. 10. (Vergr. 160×).

WHEELER benutzte jedoch für seine Gruppierung die wichtigsten morphologischen Eigenschaften des *Drosophila*-Körpers exklusive Penisapparat.

Tabelle 11: Untergruppen der *repleta*-Gruppe.

h = WHEELERS *hydei*-Untergruppe. m = WHEELERS *mulleri*-Untergruppe. r = WHEELERS *repleta*-Untergruppe. ? = von WHEELER noch nicht den Untergruppen zugeordnet (WHEELER 1949b).

	Einteilung nach WHEELER	Penis
<i>hydei</i> -Untergruppe:		
<i>D. hydei</i>	h	
<i>D. hydeoides</i>	h	
<i>D. nigrohydei</i>	h	groß, bogenartig
<i>D. arizonensis</i>	m	nach ventral geneigt
<i>D. mojavenensis</i>	m	
<i>nigricruria</i> -Untergruppe:		
<i>D. nigricruria</i>	?	
<i>D. mercatorum</i>	?	
<i>D. meridiana</i>	m	geradegestreckt,
<i>D. buzzatii</i>	m	Penisende verbreitert
<i>D. peninsularis</i>	m	
<i>mulleri</i> -Untergruppe:		
<i>D. mulleri</i>	m	geradegestreckt,
<i>D. aldrichi</i>	m	Penis spangenartig
<i>repleta</i> -Untergruppe:		
<i>D. repleta</i>	r	geradegestreckt,
<i>D. melanopalpa</i>	r	kurz-löffelförmig
<i>D. leonis</i>	?	
<i>ritae</i> -Untergruppe:		
<i>D. ritae</i>	m	geradegestreckt.
<i>D. longicornis</i>	m	lang-löffelförmig
<i>D. hamatofila</i>	m	

Aus der Tab. 11 ist ersichtlich, daß vor allem WHEELERS *mulleri*-Untergruppe stark aufgesplittert werden müßte, um Untergruppen mit ähnlichen Penisapparaten aufzustellen. Die von WHEELER (1949) noch nicht eingereihten Arten *D. nigricruria*, *D. mercatorum* und *D. leonis* können, wie Tab. 11 zeigt, in die Penisapparat-Untergruppen eingeordnet werden. Diese Feststellungen könnten bedeuten, daß in der *repleta*-Gruppe die Evolution des Penisapparates nicht notwendig parallel ging mit der Gesamtheit der übrigen, für die WHEELERSche Systematik maßgebenden Merkmale.

3. *Melanica*-Typ (*melanica*-Gruppe, *D. unimaculata*).

Der Penis, welcher beim *repleta*-Typ schwach chitiniert ist, endigt als starke Schaufel beim *melanica*-Typ (Abb. 13a, b, c, d und e). Der Penis ist dunkelbraun gefärbt. Abb. 13 zeigt den weiteren Verlauf der bereits in Abb. 12 dargestellten morphologischen Reihe. Die Arten *D. melanica* (Abb. 13a), *D. m. paramelanica* (Abb. 13b), *D. nigromelanica* und *D. tsigana* (Abb. 13c) lassen einen Rest ventraler Penisfortsätze (PF), wie sie beim *repleta*-Typ (Abb. 12) auftreten, erkennen, der bei *D. micromelanica* in einen schwachen

ventralen Buckel (B) übergeht (Abb. 13d). Die Hauptlinie, welche von *D. m. paramelanica* (Abb. 13b) aus über *D. unimaculata* (Abb. 13e) zum *virilis*-Typ führt, zeigt neben dem Verschwinden der Ventralfortsätze (PF) eine zunehmende, nach ventral gerichtete Abknickung des Penisabschnittes. Dadurch kommt wieder eine Gestalt des Penis-Apodems zustande, die an die Verhältnisse bei *D. hydei*, *D. hydeoides* und *D. arizonensis* (Abb. 12a, g und h) erinnert. Die Hypandrien haben sehr kleine Hypandriumborsten. Letztere fehlen bei *D. unimaculata*. Ferner findet man beim *melanica*-Typ auf Penis und Hypandrium nie Mikrochaeten. Das ist ein wichtiger Unterschied gegenüber den im folgenden Typus beschriebenen Verhältnissen.

4. *Virilis*-Typ (*virilis*-Gruppe, *D. robusta*, *D. polychaeta*).

Die Hypandriumborsten sind im Gegensatz zu denjenigen des *melanica*-Typus sehr lang und sitzen in einem Feld dichtstehender Mikrochaeten. Der Penisapodemhebel ist *hydei*-ähnlich geformt, d. h. im Penisabschnitt stark ventralwärts abgeknickt (Abb. 13f, g und h). Diese Verbiegung des Penisabschnittes geht bei *D. robusta* und *D. polychaeta* (Abb. 13g und h: P) so weit, daß der Penis in Ruhelage senkrecht zur Hypandriumfläche zu stehen kommt.

5. *Willistoni*-Typ (*willistoni*-Gruppe).

Die Penisapparate der untersuchten Vertreter dieses Typs unterscheiden sich stark von allen vier oben beschriebenen. Beim *quinaria*-, *repleta*-, *melanica*- und *virilis*-Typ (alles Vertreter der Untergattung *Drosophila*) bilden Penis und Apodem ein zusammenhängendes, starres Gebilde (Penisapodemhebel). Beim

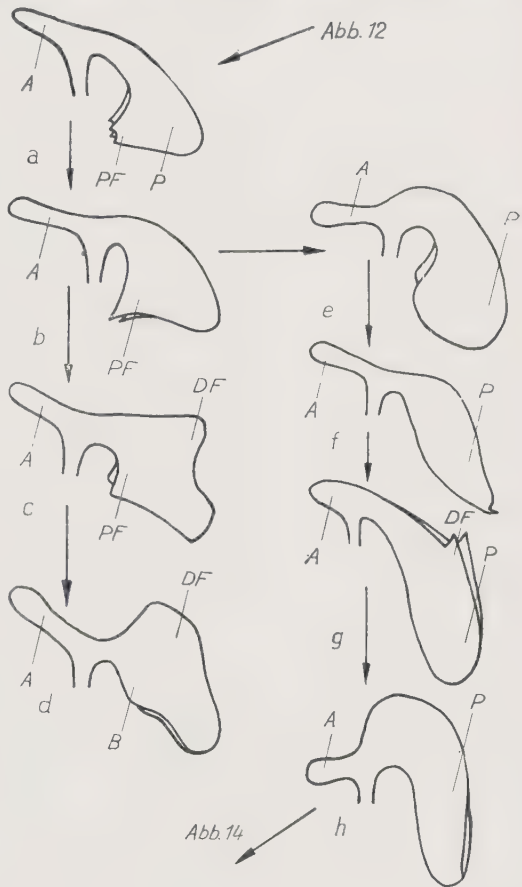


Abb. 13. Penisapodem-Hebel des *melanica*- und *virilis*-Typus (Fortsetzung der morphologischen Reihe von Abb. 14). a) *D. melanica*. b) *D. m. paramelanica*. c) *D. nigromelanica* und *D. tsigana*. d) *D. micro-melanica*. e) *D. unimaculata*. f) *D. littoralis*, *D. virilis*, *D. montana* und *D. americana*. g) *D. robusta*. h) *D. polychaeta*. DF = Dorsale Penisfortsätze. B = ventraler Buckel. Übrige Abb. wie in Abb. 10 und 12. (Vergr. 160 $\times$.)

willistoni-Typ findet man eine gelenkige Verbindung von Penis und Apodem. Bei den Typen 1 bis 4 sind lediglich starr mit dem Penisende verbundene Penisfortsätze (Abb. 12a, b, c, d, g und h, Abb. 13a, b und c) vorhanden. Solche treten noch auf bei *D. willistoni*, *D. tropicalis*, *D. paulistorum* und *D. equinoxialis*

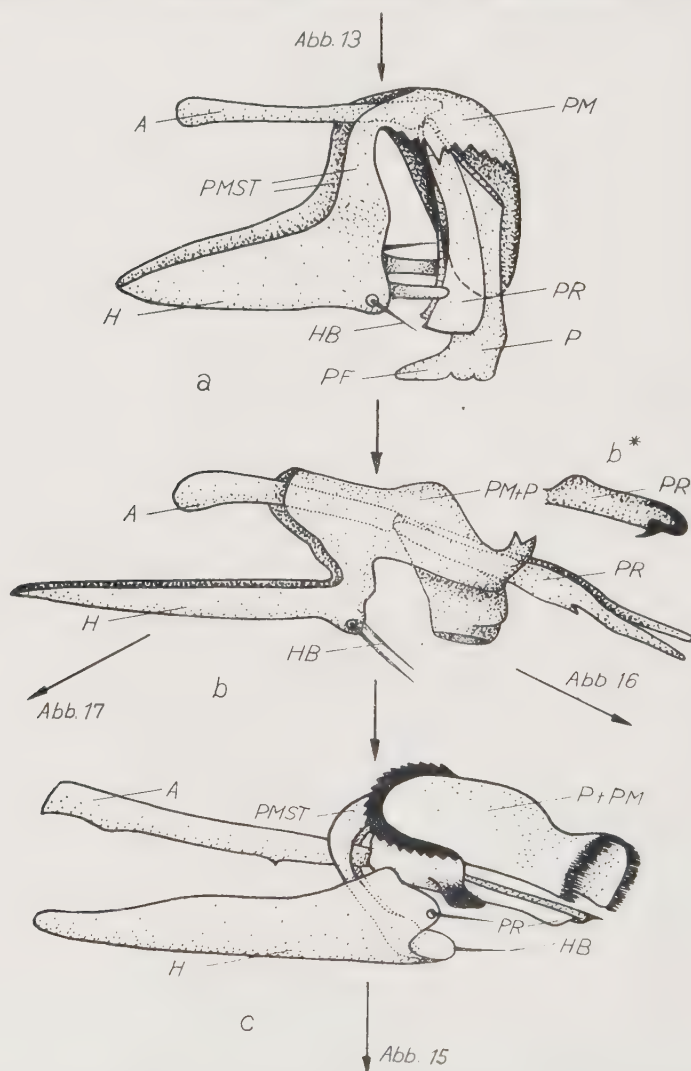


Abb. 14. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. willistoni*, *D. equinoxialis*, *D. tropicalis* und *D. paulistorum* (linke Hälfte des Penismantels wegpräpariert). b) *D. nebulosa*. b*) rechte Paramere einer *nebulosa*-ähnlichen Art (s. Text S. 463 und Tab. 12!). c) *D. prosaltans* und *D. rectangularis*. PM = Penismantel. PMST = Penismantelstiele. PR = Parameren. PF = Penisfortsatz. Übrige Abb. wie in Abb. 10. (Vergr. 250 $\times$.)

(Abb. 14a: PF). Daneben findet man zusätzliche paarige Penisanhänge, sogenannte Parameren (Abb. 14a und b: PR). Diese sind beweglich mit der Penis-

basis verbunden und kommen mit Ausnahme von *D. cordata* und *D. sturtevanti* (Abb. 16a und b) bei allen Arten der Untergattung *Sophophora* vor. *D. nebulosa* (Abb. 14b) fehlen starre Penisfortsätze. Zu den beschriebenen Teilen des *willistoni*-Penisapparates gesellt sich noch eine zarte Chitinhülle, welche durch ein Stielpaar (PMST) beiderseits des Hypandriumendes gehalten wird und den Penis samt Parameren in Ruhelage fast völlig einhüllt. Diese Struktur (Abb. 14a und b: PM) wird mit GLEICHAUF (1936) und SALLES (1947) als Penismantel bezeichnet. Der Penismantel ist ein innerhalb einer Art konstant auftretendes, doch innerhalb einer Artgruppe vielfach variierendes Gebilde.

Nach der Morphologie der ventralen Genitalabschnitte der untersuchten Vertreter des *willistoni*-Typs lassen sich zwei leicht zu unterscheidende Untergruppen aufstellen, was aus den Tab. 12 und 5 ersichtlich ist. SPIETH (1947) schlägt die gleiche Gruppierung auf Grund anderer morphologischer Merkmale des Fliegenkörpers vor.

Tabelle 12: Ausbildung des Penisapparates beim *willistoni*-Typ.

HB = Hypandriumborsten A = Apodem PF = Penisfortsatz PR = Parameren PM = Penismantel
Die mit * bezeichnete brasilianische Art ist noch nicht beschrieben (persönliche Mitteilung von H. BURLA). Vgl. auch Tab. 5.

Untersuchte Arten	Untergruppen	HB	PR	PF	A	PM
<i>D. willistoni</i> <i>D. paulistorum</i> <i>D. equinoxialis</i> <i>D. tropicalis</i>	<i>willistoni</i> - ähnliche Arten	groß	vor- han- den	vor- han- den	solang wie Penis	nicht mit Penis verwachsen
<i>D. nebulosa</i> <i>D. spec. *</i>	<i>nebulosa</i> - ähnliche Arten	klein	vor- han- den	feh- len	länger als Penis	mit Penis verwachsen

Eine Artunterscheidung der Vertreter der *willistoni*-Untergruppe ist auf Grund der äußeren männlichen Genitalien möglich, aber nicht leicht durchzuführen (BURLA, BRITO DA CUNHA, CORDEIRO, DOBZHANSKY, MALOGOLOWIKIN und PAVAN, 1949). Hingegen können die beiden untersuchten Vertreter der *nebulosa*-Untergruppe mühelos aufgrund der Gestalt der Parameren unterschieden werden (Abb. 16b: PR). Die Abb. 14 stellt die Fortsetzung der in Abb. 12 begonnenen morphologischen Reihe der Penisapparate dar und zeigt innerhalb des *willistoni*-Typus ein Kleinerwerden des Penis (*D. nebulosa* in Abb. 14b).

6. *Saltans*-Typ (*saltans*-Gruppe).

Die Abb. 14c, 15 und 16 zeigen die 5 verschiedenen Penisapparaturen, wie sie bei den untersuchten Vertretern des *saltans*-Typus auftreten. Trotz großer Verschiedenheiten einzelner Teile ist das Bauprinzip einheitlich mit Ausnahme von *D. sturtevanti* (Abb. 16b), welche gegenüber den andern *saltans*-Arten einen relativ kleinen und einfachen Penisapparat besitzt.

Das Hypandrium (H) besitzt leicht nach dorsal gefaltete Seitenränder und starke Hypandriumborsten (Abb. 15a und b und 16a und b). Der am Hypandrium befestigte Penismantel (PM) erscheint bei allen 6 Arten dieser Gruppe

stark entwickelt und mit dem Penis zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen (PM + P). Bei *D. cordata* (Abb. 16a) findet man nur die Penismantelstiele (PMST) ausgebildet. Dadurch ist der Penis eine selbständige Struktur (P), die an den entsprechenden Teil des *melanica*-Typus erinnert (vgl. Abb. 13: P). Die mit dem Penis (P) gelenkig verbundenen Parameren (PR) treten paarig

auf und werden beim Kopulationsakt gespreizt (vgl. SALLES, 1947: Abb. 12, Pi. d!) Bei den Arten *D. sellata* und *D. rectangularis* kann kein Unterschied im Bereiche des ventralen Genitalabschnittes festgestellt werden. *D. sturtevantii* entwickelt an seinem Verwachsungsprodukt aus Penismantel und Penis (PM + P) einen robusten, nach ventral gerichteten Penisfortsatz (Abb. 16b: PF). Die am stärksten differenzierten Penisapparaturen findet man bei den Arten *D. emarginata* und *D. elliptica* (Abb. 15a u. b). Der Penismantel (PM) besteht bei *D. emarginata* aus zwei sichelartig geformten Seitenlamellen, deren Dorsalränder (DR) sägeartig verstärkt erscheinen (Abb. 15a). Bei *D. elliptica* (Abb. 15b) stellt der Penismantel (PM) eine sichelartig nach ventral verbogene Röhre dar, die sich ventral zu einem schwierig zu deutenden Gebilde (X) verbreitert. Bei diesen zuletzt geschilderten Arten kann

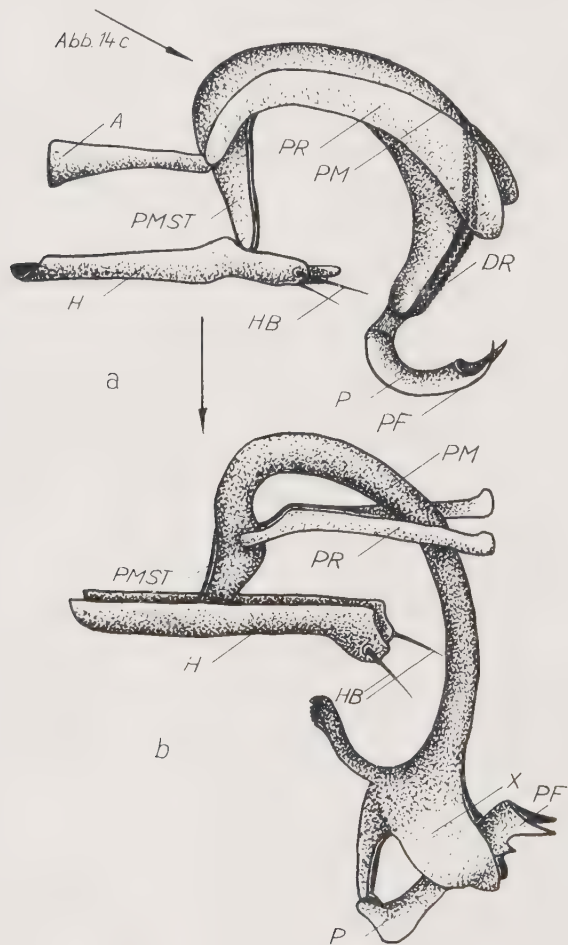


Abb. 15. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. emarginata*. b) *D. elliptica*. DR = Dorsalränder des Penismantels. X = Schwierig zu deutende Verbreiterung des Penismantelendes. Übrige Abk. wie in Abb. 10 und 14. (Vergr. 180 ×.)

das Prinzip der mechanischen Isolation als Barriere für Artkreuzungen am besten verstanden werden.

Die aus den Abb. 14–16 zu entnehmende Gruppierung innerhalb der morphologischen Reihe der Penisapparaturen zeigt für den *saltans*-Typ zwei Wege

der Differenzierung. Der eine führt von *D. nebulosa* (Abb. 14b) über *D. rectangularis* (Abb. 14c) zu *D. elliptica* (Abb. 15b) und veranschaulicht zunehmende Differenzierung im Penisbereich. Der zweite Weg beginnt ebenfalls bei *D. nebulosa* und endet bei *D. sturtevantii* (Abb. 16b). Er stellt eine Reduktionsreihe dar. (Vgl. auch Tab. 6!)

7. *Melanogaster*-Typ (*melanogaster*-Gruppe).

Der ventrale Genitalabschnitt wurde von GLEICHHAUF (1936) und später von SALLES (1947) eingehend untersucht. SALLES verglich den Penisapparat von *D. melanogaster* mit demjenigen von *D. simulans* (SALLES, 1947: p. 26). MALOGOLOWKIN (1948) studierte die äußeren Genitalien von *D. ananassae* und verglich sie mit den Ergebnissen von SALLES (1947). Da die erwähnten Autoren sehr detaillierte und übersichtliche Abbildungen veröffentlichten, erübrigt es sich, näher darauf einzutreten. Wir ergänzen obige Untersuchungen durch Beobachtungen am Penisapparat von *D. takahashii* (Abb. 17a und a*).
D. takahashii fehlt der eigentliche Penismantel. Lediglich seine Stiele (PMST) sind vorhanden und in der Gestalt den entsprechenden Gebilden von *D. ananassae* sehr ähnlich (MALOGOLOWKIN, 1948: Abb. 7, p. 21). Die nur in einem Paar auftretenden Parameren (PR) sind relativ länger als bei *D. ananassae* (fast gleichlang wie Penismantelstiele) und tragen an ihrem stark chitinierten Ende zahlreiche Mikrochaeten (Abb. 17a und a*: PR). Der aus zwei Seitenlamellen zusammengesetzte Penis (P) ist ventral leicht hakenartig verbogen und unbehaart. Das Hypandrium (H) ist ebenfalls stark *ananassae*-ähnlich ausgebildet (vgl. auch MALOGOLOWKIN, 1948: p. 7).

Wie Abb. 17 zeigt, verläuft die morphologische Reihe der Penisapparaturen innerhalb des *melanogaster*-Typs von *D. nebulosa* (*willistoni*-Typ: Abb. 14b) über *D. melanogaster*, *D. ananassae* und *D. takahashii* (Abb. 17a) zum *obscura*-Typ (Abb. 17b). Der beim *melanogaster*-Typ aus zwei beweglichen Hälften be-

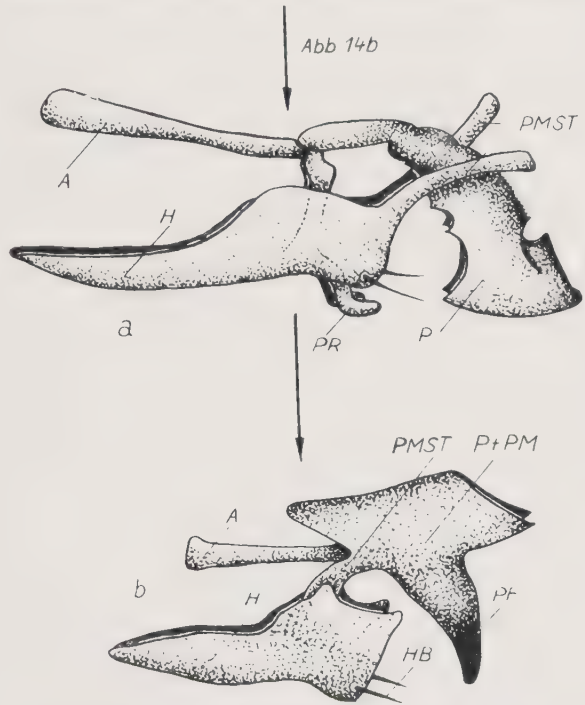


Abb. 16. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. cordata*. b) *D. sturtevantii*. Abk. wie in Abb. 10 u. 14. (Vergr. 250×.)

stehende Penismantel reduziert sich beim *obscura*-Typ bis auf die Stiele (PMST), die ihre Bewegungsfähigkeit beibehalten.

8. *Obscura*-Typ (*obscura*-Gruppe, *D. duncani*).

Die untersuchten Vertreter der *obscura*-Gruppe sind nur sehr schwer von einander zu unterscheiden, wenn man nur ihre ventralen Genitalabschnitte beurteilt. Eine Unterscheidungsmöglichkeit fand RIZKI (1951) für *D. pseudoobscura* und *D. persimilis*. Auf Grund zahlreicher Messungen zeigte es sich, daß die erwähnten Arten sich in der Penislänge unterscheiden (RIZKI, 1951: Abb. 1 und 2).

Nur ein Paar Parameren (PR) gelenkt mit der Basis des Penis (P) und mit dem Apodem (Abb. 17b u. b*: A). Letzteres ist an seinem proximalen Ende lateral abgeplattet und dorso-ventral verbreitert. Der Penis besteht aus zwei Seitenlamellen und ist nur wenig verschieden von demjenigen von *D. takahashii* (Abb. 17a und a*: P). Hingegen unterscheiden sich die Parameren von denjenigen des *melanogaster*-Typs in Form und Borstenmuster (Abb. 17b u. b*: PR). 5–7 in einer Reihe auf den Parameren inserierende „Mikro-

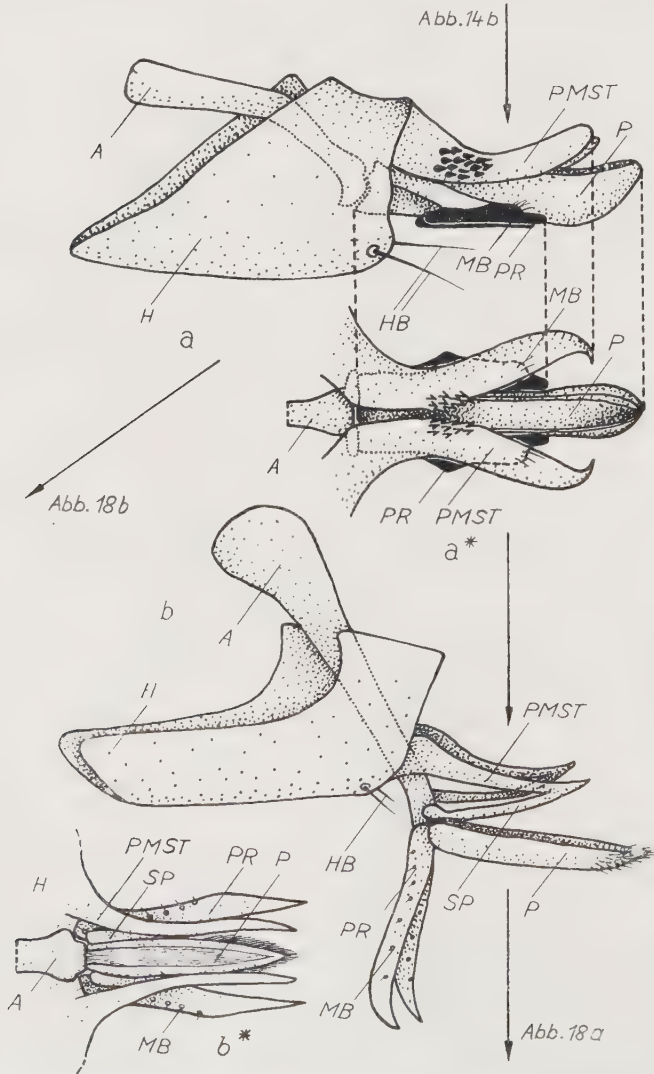


Abb. 17. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. takahashii*. a*) *D. tak.* (Distalende in Dorsalansicht). b) *D. obscuroides*. b*) *D. obs.* (Distalende in Dorsalansicht). MB = Mikroborsten auf Parameren. SP = Spangen der Penismantelstiele. Übrige Abk. wie in Abb. 10 und 14. (Vergr. 300 ×.)

borsten“ (MB) treten bei allen untersuchten Vertretern dieses Ausbildungstyps (einschließlich *D. duncani*) auf. Diese Borsten können nur bei ca. 800-facher Vergrößerung festgestellt werden; ihre Sockelzellen, die auch RIZKI (1951) abbildet, sind jedoch schon bei schwachen Vergrößerungen sichtbar. Der Penismantel ist ähnlich wie bei *D. takahashii* (Abb. 17a und a*) nur als Stielpaar (PMST) vorhanden. Die Spitzen der Stiele sind mit der Penisbasis durch dünne Spangen (SP) gelenkig verbunden. Im Momente der Kopulation befinden sich die beiden Parameren in nach ventral zurückgeschlagenem Zustande, während die Penismantelstiele gespreizt sind. Die Hypandrien sind kurz und breit und besitzen die schon bei anderen Arten erwähnten Hypandriumborsten (HB). Letztere sind sehr klein und nicht leicht zu erkennen (Abb. 17b u. b*).

D. duncani (Abb. 18a) besitzt gleich gestaltete und ebenso mit „Mikroborsten“ versehene Parameren (PR) wie die Arten der *obscura*-Gruppe (Abb. 17b u. b*: PR). Penismantel und Penis bilden ein Verwachsungsprodukt (PM+P). Das Hypandrium ist mit Ausnahme der Hypandriumborsten (HB) *obscura*-typisch gestaltet. Die Hypandriumborsten erreichen bei *D. duncani* die 5—7fache Länge der bei den *obscura*-Arten erwähnten winzigen Hypandriumborsten (Abb. 18a: HB).

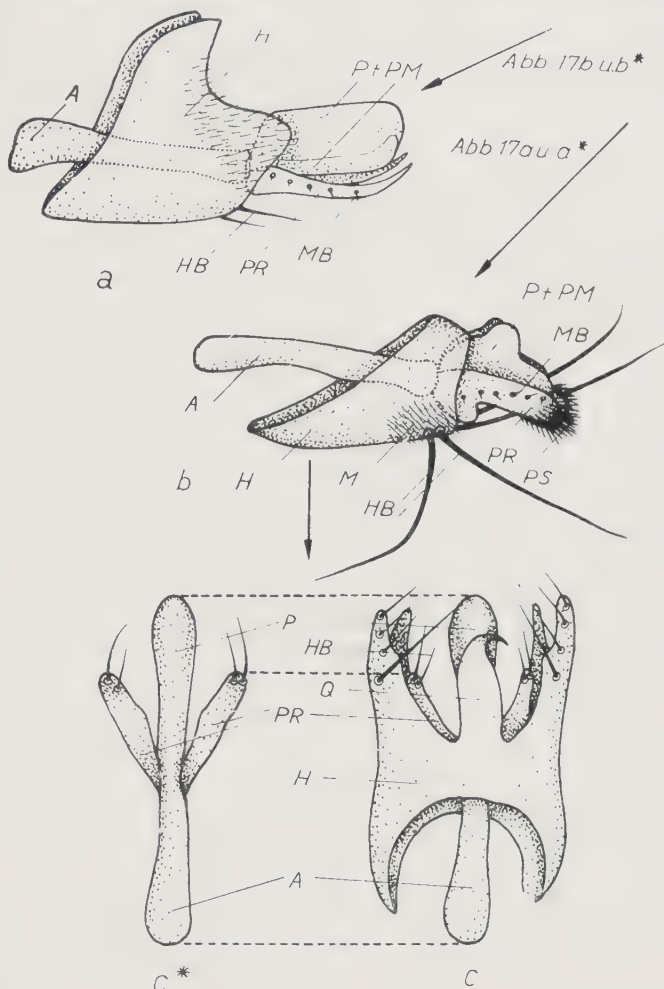


Abb. 18. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. duncani*. b) *D. guyénoti*. c) *Chymomyza procnemis*. c*) *Chym. procn.* (Penis und Parameren aus Hypandrium-Rohr herauspräpariert). M = Mikrochaeten. MB = Mikroborsten. PS = Pinselartiger Borstenbesatz der Parameren. Q = Dachartiger dorsaler Hypandriumfortsatz (Penis überdeckend).
Übrige Abk. wie in Abb. 10 und 14. (Vergr. 250 ×).

9. *Victoria*-Typ (*victoria*-Gruppe).

Die 3 untersuchten Vertreter (Tab. 9) der Untergattung *Pholadoris* zeichnen sich im Bereiche der ventralen Genitalabschnitte durch Hypandrium-Form und -Borstenmuster aus (Abb. 18b und Tab. 9). An Stelle der bei anderen Arten beschriebenen typischen Hypandriumborsten kommen bei den 3 untersuchten Arten des *victoria*-Typs besonders lange, haarartige Borsten als Penis. (Abb. 18b: HB) in artspezifischer Anzahl vor (Tab. 9). Außerdem findet man in ihrer näheren Umgebung Mikrochaetenfelder wie beim *virilis*-Typ (S. 461). Die Hypandrien sind tütenartig geformt, d. h. ihre Seitenränder sind nach dorsal umgefaltet und im distalen Abschnitt verwachsen (Abb. 18b: H). Wie beim *obscura*-Typ, so finden sich auch hier Parameren mit in einer Reihe stehenden „Mikroborsten“ (Abb. 18b: PR). Außerdem sitzen zahlreiche kleine Haare pinselartig am freien Parameren-Ende (Abb. 18b: PS). Vermutlich sind beim *victoria*-Typ wie bei *D. duncani* (Abb. 18b) Penis und Penismantel verwachsen (PM+P).

b) Übrige Formen.

Der nun folgende Abschnitt zeigt, daß mehrere der untersuchten Arten nicht zu den beschriebenen Typen gerechnet werden können, da ihre ventralen Genitalabschnitte zu große Abweichungen erkennen lassen. Deshalb erfolgt

Tabelle 13: Ausbildung der Penisapparate der übrigen, nicht den Typen zugeordneten Arten.
H = Hypandrium PF = Penisfortsätze PR = Parameren P = Penis qu. = *quinaria*-typisch
me. = *melanogaster*-ähnlich + = vorhanden — = fehlend.

Untersuchte Arten	H	PF	PR	P
<i>D. funebris</i>	qu.	Dornen	—	Abb. 19c
<i>D. macrospina</i>	qu.	+	—	19b
<i>D. subfunebris</i>	qu.	+	—	19a
<i>D. immigrans</i>	qu.	+	—	20a und a*
<i>D. spinofemora</i>	qu.	asymm.	—	20b
<i>D. parachrogaster</i>	prox. recht-	—	—	22c
<i>D. uniuubes</i>	winklig nach	—	—	22d
<i>D. tripunctata</i>	dorsal verbogen	—	—	22e
<i>D. annulimana</i>	zusammen-	+	—	21b
<i>D. gibberosa</i>	gesetzt	+	—	21a und a*
<i>D. cardini</i>	hufeisen-	—	—	22a und c
<i>D. subbadia</i>	förmig	+	—	22b
<i>D. histrio</i>	qu.	+	—	23a
<i>D. pallida</i>	hufeisen-	+	—	23c
<i>D. grischuna</i>	förmig	—	—	23b
<i>D. nigrosparsa</i>	robust	+	—	24a
<i>D. busckii</i>	verlängert	+	—	24b
<i>D. acanthoptera</i>	hufeisenförmig	+	—	24c
<i>Scapt. graminum</i>	me.	—	—	25a und a*
<i>Chym. procnemis</i>	tütentförmig	—	+	18c und c*
<i>Zapr. vittiger</i>	hufeisenförmig	—	—	25b

eine Beschreibung dieser Arten im Sinne einer Einzelcharakterisierung, wie das (S. 441) schon für die dorso-terminalen Genitalabschnitte geschehen ist.

Tab. 13 in Verbindung mit Abb. 18c—25b läßt erkennen, daß die genannten Arten (vgl. auch Tab. 10!) wohl einem der beschriebenen 9 Typen nahe stehen, jedoch nicht so nahe, daß eine Zuordnung möglich wird.

Funebris-Gruppe (*D. funebris*, *D. macrospina*, *D. subfunebris*)

Der starre Penisapodem-Hebel ist im Penisabschnitt traufenartig (Öffnung nach ventral in Ruhelage!) gestaltet (Abb. 19). Das Penisende (P) besitzt dorsal zwei und ventral eine widerhakenartige Bildung (D). Der Penis ist an seinem Ende röhrig (Abb. 19c: R). Die Hypandrien sind völlig *quinaria*-ähnlich. Die Gestalt des Penis rechtfertigt jedoch eine Zuteilung zum *quinaria*-Typ nicht (vgl. auch Abb. 11a n!). Bei den Arten *D. macrospina* (Abb. 19b) und *D. subfunebris* (Abb. 19a) sind vor allem die Penes sehr charakteristisch ausgebildet. Die Penes (P) beider Arten sind terminal etwas erweitert und tragen dorsal paarige lappenartige Anhänge (PF), welche bei *D. macrospina* fein gesägte Distalränder haben, bei *D. subfunebris* grobgezackte Gebilde darstellen.

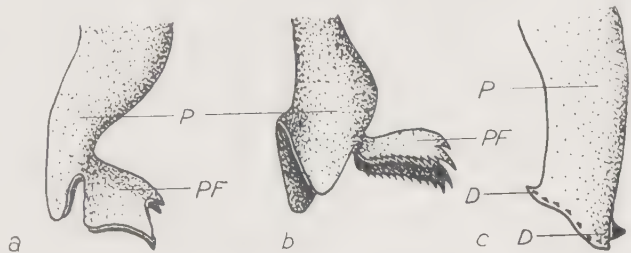


Abb. 19. Penisenden in Lateralansicht (links = ventral; rechts = dorsal). a) *D. subfunebris*. b) *D. macrospina*. c) *D. funebris*. D = Widerhaken. PF = Penisfortsätze. P = Penisende. (Vergr. 250 ×.)

Immigrans-Gruppe

(*D. immigrans*,
D. spinofemora).

Hypandrien und Penisapodemhebel erinnern auch bei diesen Arten an den *quinaria*-Typ. Der Penis ist aber zu beiden Seiten verstärkt. Im Bereich des Penis-Endes haben sich diese Verstärkungen abgelöst und sehen aus wie die schon bei anderen Arten (Abb. 12: PF) beschriebenen Penisfortsätze (Abb. 20a und a*: PF). Bei *D. immigrans* sind diese Fortsätze asymmetrisch, indem der rechte Fortsatz länger ist als der linke. Bei *D. spinofemora* finden sich auch Penis-Seitenverstärkungen (Abb. 20b: „PF“) vor. Sie lösen sich aber nicht ab im Penis-Endabschnitt und sind außerdem symmetrisch ausgebildet.

D. parachrogaster, *D. uninubes*, *D. tripunctata*.

Die Hypandrien sind in ihrem proximalen Teil beinahe rechtwinklig nach dorsal umgefaltet (Abb. 20c: H). Die beiden Hypandriumborsten (HB) stehen inmitten von Mikrochaetenfeldern. Das Apodem (A) ist steil nach dorsal gerichtet wie das proximale Hypandriumende. Die drei untersuchten Arten lassen sich leicht auf Grund der Penisöffnung unterscheiden (Abb. 20c, d und e): Die Penisöffnung von *D. parachrogaster* ist umgeben von 4 kurzen, gleichlangen

Spitzen. Bei *D. unimbes* sind die beiden ventralen Spitzen länger als die beiden dorsalen und bei *D. tripunctata* haben die 4 gleichlangen Spitzen beinahe Borstenform angenommen.

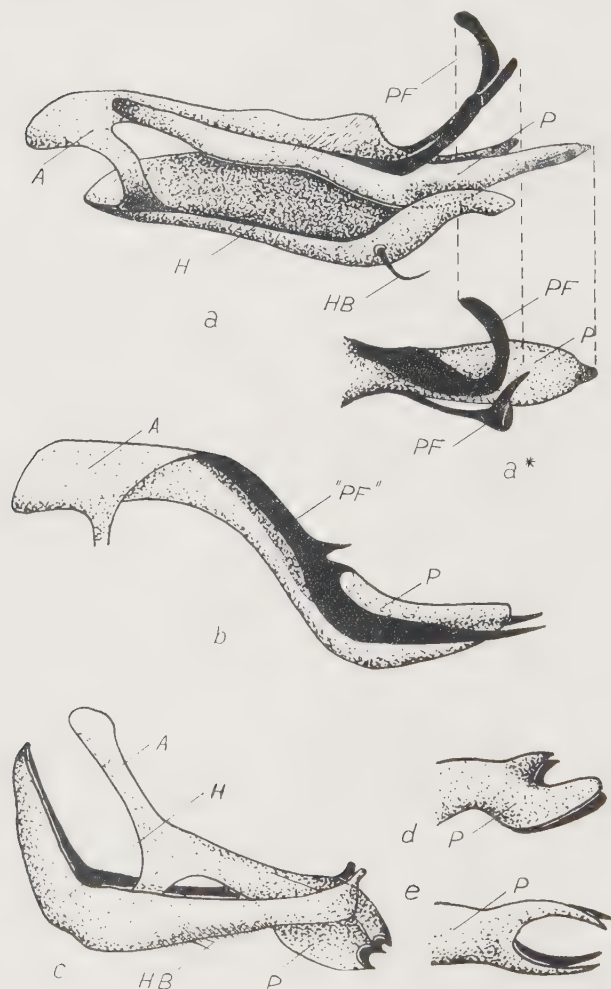


Abb. 20. a) Ventraler Genitalabschnitt von *D. immigrans*. a*) Penisende von *D. immigr.* in Dorsalansicht. b) Penisapodemhebel von *D. spinofemora*. „PF“ = Penisseitenverstärkungen. PF = asymmetrische Penisfortsätze. Übrige Abk. wie in Abb. 10. c) Ventraler Genitalabschnitt von *D. parachrogaster*. d) Penisende von *D. unimbes* (Lateralansicht). e) Penisende von *D. tripunctata* (Lateralansicht). Abk. wie in Abb. 10. (Vergr. 300 ×.)

Annulimana-Gruppe (*D. annulimana*, *D. gibberosa*).

Die Hypandriumflächen setzen sich aus 6 unvollständig aneinandergrenzenden Teilen zusammen (Abb. 21a*): 2 größere, dreieckige, distale (D), 2 kleinere, dreieckige, proximale (d) und 2 saumartige, laterale (s). Der Penisapodemhebel (A, P) ist *quinaria*-typisch geformt. *D. annulimana* (Abb. 21b) besitzt große, *D. gibberosa* (Abb. 21a) kleine dorsal entspringende Penisfortsätze (PF).

D. cardini, *D. subbadia*.

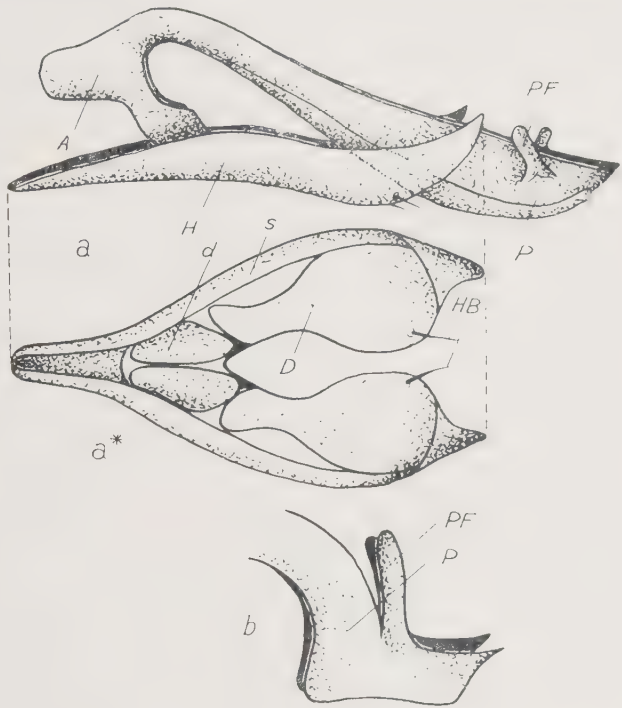
Die Hypandrien sind hufeisenartig geformt (Abb. 22a: H). Die beiden distal auslaufenden Fortsätze (F) sind durch rechteckige, mit den 2 Hypandriumborsten und vielen Mikrochaeten besetzte Plättchen (V) mit dem Penisapodemhebel verbunden. Die Längsachse des Apodems ist gegenüber jener des Penis um ca. 45° nach dorsal abgewinkelt. Auch bei diesen

Arten sind die Penisenden besonders charakteristisch gestaltet (Abb. 22b und c). Bei *D. cardini* (Abb. 22c) endigt die Penis-Traufe mit einem gezähnten Kiel (K), über welchem die Penisdorsalränder in 2 Spitzen (S) auslaufen. Bei *D. subbadia* (Abb. 22b)

schließt die Penistraufe nicht durch einen Kiel ab, sondern durch zwei seitliche lappenartige und fein gesägte Gebilde (G).

D. histrio.

Das Hypandrium (Abb. 23a: H) ist breit und kurz. Distal ist es *quinaria*-typisch eingeschnitten und besitzt das *quinaria*-typische Borstenmuster (vgl. Abb. 10: H). Proximal findet man jedoch eine für *D. histrio* typische, halbkreisförmige Einkerbung (K). Der Penisapodemhebel ist *hydei*-artig geformt (Abb. 23a). Der Penis (P) ist distal handtellerartig verbreitert und trägt 4 fingerförmige Fortsätze (PF).



D. pallida, *D. grischuna*.

Die Hypandrien haben Hufeisenform (Abb. 23b: H). Die Penes (P) sind viel länger als die Apodeme (A). Die starren Penisapodemhebel sind sehr schlank: sie besitzen s-Form (Abb. 23b). Der Penis von *D. pallida* (Abb. 23c) endet mit 2 fächerartigen, mit dornähnlichen Pro-

Abb. 21. a) Ventraler Genitalabschnitt von *D. gibberosa* (Lateralansicht). a*) Hypandrium von *D. gibb.* in Dorsalansicht. b) Penis von *D. annulimana*. D = Distale Hypandrium-Plättchen. d = Proximale Hypandrium-Plättchen. s = Laterale Hypandrium-Spangen. Übrige Abk. wie in Abb. 10. (Vergr. 150 ×.)

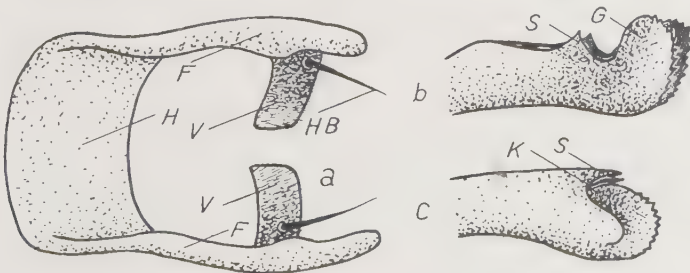


Abb. 22. a) Hypandrium von *D. cardini*. b) Penisende von *D. subbadia*. c) Penisende von *D. cardini*. F = Distale Hypandriumfortsätze. V = Mit Mikrochaeten besetzte Hypandrium-Plättchen. S = Dorsale Spitzen. G = Terminale Penisplatten. K = Terminale Penis-Kiel. Übrige Abk. wie in Abb. 10. (Vergr. 250 ×.)

tuberanzen besetzten Fortsätzen (PF): bei *D. grischuna* erscheint das Penisende leicht keulig verdickt.

D. nigrosparsa.

Der ganze Penisapparat ist stark chitinisiert und plump geformt im Vergleich zu allen anderen untersuchten *Drosophiliden*-Genitalien. Der Penisapodemhebel (Abb. 24a) hat *histrio*-ähnliche Gestalt (vgl. Abb. 24a), und der Penisteil besitzt gabelig geteilte Dorsalanhänge (PF).

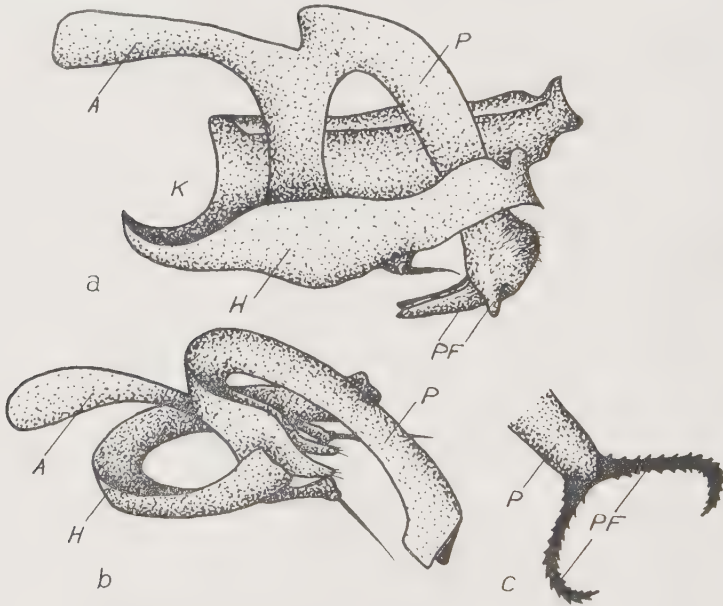


Abb. 23. Ventrale Genitalabschnitte. a) *D. histrio*. b) *D. grischuna*. c) Penisende von *D. pallida*. K = halbkreisförmige Einkerbung. PF = Penisfortsätze. Übrige Abk. wie in Abb. 10. (Vergr. 300 ×)

D. busckii.

Das Hypandrium erscheint stark in die Länge gezogen, wenn man es mit den entsprechenden Strukturen anderer *Drosophiliden* vergleicht (Abb. 24b: H). Jederseits inserieren 2 Hypandrium-Borsten (HB) in Mikrochaetenfeldern. Der Penisapodemhebel, der an denjenigen von *D. histrio* erinnert (Abb. 24a) ist kurz nach der Vereinigungsstelle (NT) von Penis und Apodem stark verdünnt (B). Diese schwache Stelle erlaubt eine ventralgerichtete Bewegung des Penis. Letzterer besitzt 2 Penisfortsätze (PF) und eine merkwürdige dorsal-gelegene spangenartige Bildung. Sie ist mit Mikrochaeten besetzt (Abb. 24b: SP).

D. acanthoptera.

Die Gestalt des Hypandriums ist ähnlich wie bei *D. pallida* (vgl. Abb. 24c mit 23b!). Die Hypandriumborsten sind jedoch so klein wie beim *obscura*-Typ

(Abb. 17b). Der unbeweglich mit dem Apodem (A) verbundene Penis sieht aus wie eine nach ventral geöffnete und in Richtung distal stets enger werdende Traufe (P). Über der Verwachsungsstelle mit dem Apodem befindet sich eine kreisrunde Öffnung (O) für den Durchtritt des Samenleiters. Bei den anderen untersuchten Arten fällt diese Öffnung weniger auf, da meist der Penis in seiner ganzen Länge dorsal geöffnet ist (Abb. 12f). Wenn er ventral völlig offen ist, tritt der Samenleiter ventral des Apodems in die Penistraufe ein (Abb. 14c). Das Penisende ist ähnlich gestaltet wie bei *D. guttifera* (vgl. Abb. 11h!).

Scaptomyza graminum.

Man erkennt sogleich eine für das Genus *Drosophila* fremdartig anmutende Organisation des ventralen Genitalabschnittes bei *Scapt. graminum* (Abb. 25a u. a*). Obschon das Hypandrium in Form und Borstenbesatz

dem *melanogaster*-Typ gleicht, besitzt es fingerartige Fortsätze (FF), die nicht im Dienste der Penisbewegung stehen. Obessich um Penismantelstiele handelt, wie das schon für *D. cordata* (Abb. 16a: PMST) vermutet worden ist, bleibt unabhgeklärt. Der Penis ist kolbig und distal mit zahlreichen zähnenartigen Protuberanzen übersät (P).

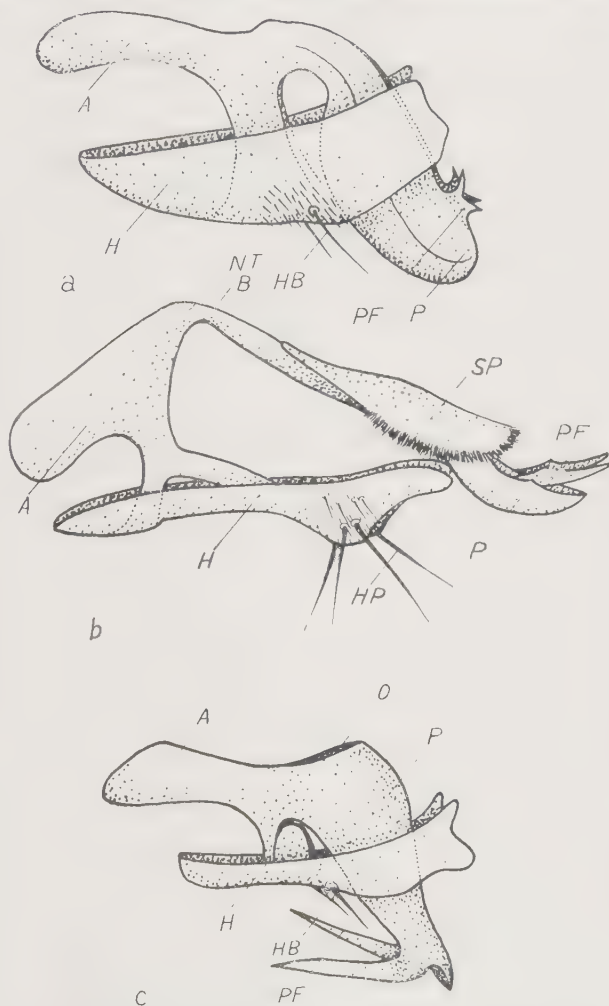


Abb. 24. Ventrale Penisabschnitte. a) *D. nigrosparsa*. b) *D. buschkii*. c) *D. acanthoptera*. NT = Verwachsungsstelle von Penis und Apodem. B = Verdünnung, Scheingelenk. SP = Dorsale Spange. O = Öffnung zur Aufnahme des Samenleiters in die Penistraufe. Übrige Abb. wie in Abb. 10 und 12. (Vergr. 250×.)

Chymomyza procnemis.

Das Hypandrium gleicht demjenigen des *victoria*-Typs (Abb. 18b: H), ist aber noch viel auffälliger röhrig ausgebildet (Abb. 18c: H) und besitzt einen

nach distal ziehenden, spitz auslaufenden Fortsatz (Q), der den Penis (Abb. 18⁶⁶) dachartig deckt. Lateral inserieren die Hypandriumborsten (HB) und je weitere 4 kleine Borsten. Der kleine löffelförmige Penis (P) ist begleitet von Parameren (PR), die am Ende 2 gewöhnliche Borsten tragen.

Zaprionus vittiger.

Der ventrale Genitalabschnitt von *Z. vittiger* sieht demjenigen von *D. grischuna* (Abb. 23b) ähnlich. Penis und Apodem sind jedoch gerade gestreckt (Abb. 25b: P, A.) Vgl. auch Tab. 13!

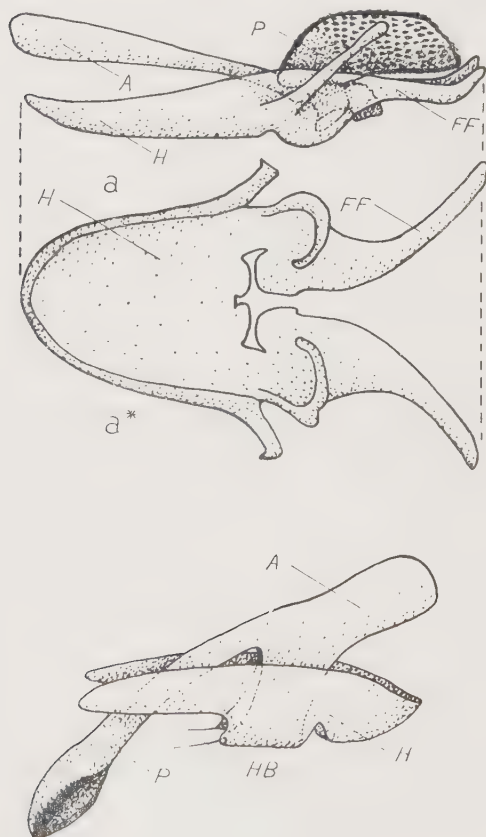


Abb. 25. a) Ventraler Genitalabschnitt von *Scaptomyza graminum* (Lateralansicht). a*) Hypandrium von *Scapt. graminum* (Dorsalansicht). b) Ventraler Genitalabschnitt von *Zaprionus vittiger*. FF Fingerartige Hypandriumfortsätze (Penismantelstiele?).
Übrige Abb. wie in Abb. 12. (Vergr. 250 X.)

IV. Die äußeren weiblichen Genitalien.

Die weiblichen Hypopygien bestehen aus dem 8. Tergit, zwei dorsoventral übereinanderliegenden Analplatten (= Afterpapille) und zwei zu einer Art kleiner Legeröhre zusammengesetzten Vaginalplatten (vgl. SALLES, 1947: p. 59 und 71!). Aus rein praktischen Gründen betrachten wir die Vaginalplatten in einem eigenen Kapitel (S. 475).

A. 8. Tergit und Analplatten.

Dieser Teil der weiblichen Genitalien ist bei allen untersuchten *Drosophila*-Arten weitgehend gleich ausgebildet. Der 8. Tergit ist bei allen Arten hufeisenförmig und unbehaart oder mit wenigen, kleinen Härchen besetzt (SALLES, 1947: Abb. 32: 8 T). Er umgibt genitalbogenartig die Afterpapille und ist ventral mit den Vaginalplatten gelenkig verbunden.

Über die Frage der Homologisierung der weiblichen und männlichen Analplatten besteht in der Literatur eine eingehende Diskussion (NEWBY, 1942; GOLDSCHMIDT, 1949). Nach NEWBY sind die beiden lateral nebeneinander liegenden männlichen Analplatten der dorsalen weiblichen Analplatte homolog:

nach GOLDSCHMIDT sind die beiden männlichen den beiden weiblichen Analplatten homolog.

Bei insgesamt 11 von mir untersuchten *Drosophila*-Arten kommen außer den erwähnten Strukturen noch „subanale Plättchen“ vor (Abb. 26). Es handelt sich um wenig auffallende, paarige oder unpaare, unbehaarte Plättchen, die zwischen ventraler Analplatte und Vaginalplatten liegen und durch feine Chitinhäute (Intersegmentalhäute) mit dem 8. Tergit verbunden sind. Diese als Rudiment anmutende Struktur beschreibt und skizziert BURLA (1951) für *D. phalerata* (*quinaria*-Gruppe).

Ein Vergleich dieser Verhältnisse mit den männlichen dorso-terminalen Genitalien drängt sich auf bei der Betrachtung von *duncani*-Männchen (Abb. 6b).

Die Brücke von *D. duncani*-Foreipes besteht nämlich aus 2 seitlichen, fein behaarten Plättchen (SP) und einem unbehaarten, stärker nach ventral ausladenden Medialappen (Abb. 27c: P). Bei *D. duncani* tritt außerdem dorsal über der Pons eine 3. ventrale Analplatte (VAP) auf, die der von NEWBY an *virilis*-Intersexen beschriebenen ventralen Analplatte ähnlich sieht. Eine vergleichend-morphologische Betrachtung (Abb. 27a—c) ergibt, daß die bei einigen *Drosophila*-Weibchen vorhandenen subanalalen Plättchen am gleichen Orte liegen, wo bei den Männchen die Brücke. Ob es sich um eine homologe Struktur handelt, kann hier nicht entschieden werden.

Vielleicht würde eine entwicklungsphysiologische Untersuchung nach dem Vorbilde von HADORN und GLOOR (1946) und HADORN, BERTANI und GALLERA (1949) zu einem Resultat führen.

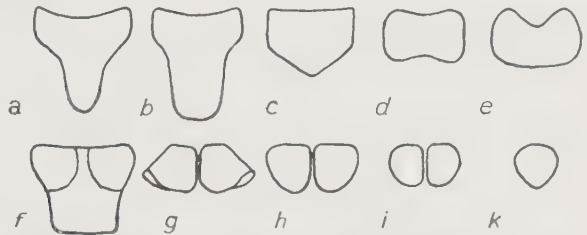


Abb. 26. „Subanale Plättchen“ weiblicher Vertreter der Unter-gattung *Drosophila*. a) *D. munda*. b) *D. innubila*. c) *D. palustris*. d) *D. phalerata* und *D. transversa*. e) *D. kumtzei*. f) *D. macrospina*. g) *D. tripunctata*. h) *D. histrio*. i) *D. subquinaria*. k) *D. funebris*. Vergr. 130 $\times$.

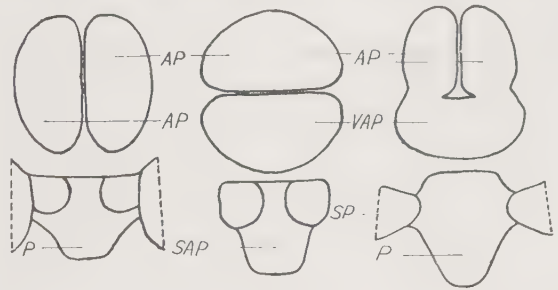


Abb. 27. Vergleichend-morphologische Darstellung männlicher und weiblicher Analplatten, Brücken und „subanaler Plättchen“. a) Männchen von *D. macrospina*. b) Weibchen von *D. macrospina*. c) Männchen von *D. duncani*. SAP = „Subanales Plättchen“. Übrige Abk. wie in Abb. 6b. (Vergr. 130 $\times$)

B. Vaginalplatten.

Diese Strukturen der äußeren weiblichen Genitalien sind bei allen untersuchten Arten ähnlich geformt und nach einem einheitlichen Plane mit ver-

schiedenen Borstensorten besetzt. Nach der Form lassen sich Dornborsten, Langborsten und Mikrobörsten (nach HADORN und FRITZ, 1950) unterscheiden: nach der Stellung können die in Abb. 28 dargestellten Borsten-Sorten festgestellt werden. So wird die Kategorie der Dornborsten aufgeteilt in „Randborsten“ (RB; sie bilden den ventralen Schenkel der Dornborsten-U-Schleife), „Saumborsten“ (SB; sie bilden den meist kürzeren dorsalen U-Schleifen-Schenkel) und Feldborsten (FB, nach HADORN und FRITZ, 1950). Die Feldborsten inserieren im terminalen Teil des von der Dornborstenschleife umschlossenen Feldes (vgl. Abb. 28: FB). Dornborsten sind mit Ausnahme von *Chymomyza procnemis* bei allen in dieser Arbeit berücksichtigten Arten in der typischen Gestalt vorhanden. „Saumborsten“ sind vor allem charakteristisch für die Untergattung *Drosophila* und Feldborsten für die *victoria*-Gruppe, sowie für einige Vertreter der *obscura*-Gruppe. Langborsten treten bei sämtlichen Arten und Gattungen auf, ebenso Mikrobörsten. Letztere können nur bei starker Vergrößerung deutlich gesehen werden. Sie treten mit verschwindenden Ausnahmen (Abb. 30 a)

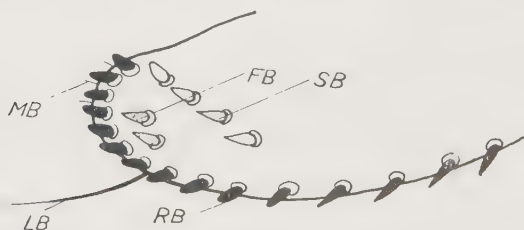


Abb. 28. Allgemeines Schema einer weiblichen Vaginalplatte zur Demonstration der verschiedenen Borstenkategorien. RB = Randborsten. SB = Saumborsten. LB = Langborste. MB = Mikrobörsten. FB = Feldborsten. (Vergr. 250 $\times$)

in der Dreizahl auf. Die Mikrobörsten inserieren auf einer außerhalb und parallel zur Dornborstenschleife gelegenen Linie im apikalen Vaginalplattengebiet (Abb. 28: MB). Über die genaue Anordnung bei *D. melanogaster* berichten HADORN und FRITZ (1950), denen es gelungen ist, das Borstenmuster der Vaginalplatten durch Behandlung der weiblichen Genitalimaginalschei-

ben mit hyper- und hypotonischen Lösungen von NaCl und LiCl derart zu beeinflussen, daß Doppelbildungen und Borstenumwandlungen entstanden.

a) Typen.

Wie die Abb. 29 erkennen läßt, gelingt es, auch die Vaginalplatten in bezug auf Form und Borstenmuster insgesamt 5 verschiedenen Typen zuzuordnen. Die Typen werden nach der *Drosophila*-Artgruppe, von welcher am meisten Vertreter dem Typ angehören, benannt. Ob sich diese Zuordnungen bei Berücksichtigung weiterer Arten bewähren werden, ist schwierig zu beurteilen.

1. *Quinaria*-Typ (*quinaria*-, *funeris*-, *testacea*-, *rubrifrons*-Gruppe; *D. histrio*).

Die Vaginalplatten dieses Ausbildungstypus (Abb. 29 a und b) sind terminal stark gerundet und breit. Auch sind die Vaginalplatten stark chitiniert (besonders bei *D. parachrogaster* und *D. univulves*). Bei *D. funeris* ist ein dorsaler

Sporn (Abb. 29b: SP) ausgebildet. Letzterer gilt aber keineswegs als Gruppenmerkmal für die *funnebris*-Gruppe: denn *D. macrospina* besitzt keinen derartigen Fortsatz. Die Dornborsten (Randborsten und Saumborsten) bilden beim *quinaria*-Typ eine ungleichschenklige U-Schleife (RB + SB). Die Dornborsten im terminalen Plattenbereich sind stumpf und kräftig; jene der proximalen



Abb. 29. Vaginalplatten-Typen. a) *D. phalerata*. b) *D. funnebris*. c) *D. hydei*. d) *D. grischuna*. e) *D. m. paramelanica*. f) *D. nigrosparsa*. g) *D. algonquin*. h) *D. emarginata*. i) *D. victoria*. k) *D. acanthoptera*. SP = Dorsaler Sporn. W = Dorsale Ausweitung. Randborsten, Langborste und Mikrobörsten = schwarz; Saumborsten = weiß; Feldborsten = punktiert. (Vergr. 180 $\times$.)

Zone endigen spitz und nehmen in Richtung proximal an Größe ab. Die Langborste (LB) ist 3–6 mal so lang wie die sie umgebenden Randborsten (RB); die Dicke ihrer Basis beträgt aber nur einen Viertel der basalen Randborstendicke.

2. *Repleta*-Typ (*repleta*-Gruppe; *D. immigrans* und *D. grischuna*).

Mit Ausnahme der Arten *D. aldrichi* und *D. mulleri* (s. Abb. 30a) besitzen die Vaginalplatten der Vertreter dieses Typus schlanke Formen und beinahe

spitze Enden (Abb. 29 c und d). Die Dornborstenschleife ist gut ausgebildet, jedoch entsprechend der schlanken Vaginalplattenform länger und schmaler als beim *quinaria*-Typus. Die Dornborsten sind ähnlich gestaltet wie bei Typ No. 1. Die Langborstenlänge beträgt höchstens das 3fache der Dornborstenlänge.

3. *Melanica-virilis*-Typ (*melanica*-, *virilis*-, *robusta*-, *polychacta*-, *annulimana*-Gruppe: *D. nigrosparsa*, *D. subbadia*, *D. cardini*, *D. duncani*, *D. nigricruria*).

Die Form entspricht derjenigen des *repleta*-Typs: das Borstenmuster gibt den Ausschlag für die Aufstellung eines besonderen *melanica-virilis*-Typs. Die Saumborsten (SB) sind kräftiger entwickelt als alle anderen Borstenarten der Vaginalplatte. Die Langborste ist durchsichtig und schwächlich (Abb. 29 e und f: BURLA, 1951: Abb. 35).

4. *Sophophora*-Typ.

Die Vaginalplatten sind schwach chitiniert, endigen stumpf oder spitz und tragen nur den ventralen Schenkel der Dornborstenschleife (Abb. 29 g und h), d. h. Saumborsten fehlen.

a) *Melanogaster-obscura*-Gruppe (*Scaptomyza-graminum*, *D. busckii*; *melanogaster*-, *obscura*-Gruppe).

Vaginalplatten stumpf, Dornborsten regelmäßig angeordnet, kräftige Langborste (Abb. 29 g; BURLA, 1951: Abb. 17 a—e und 25; SALLES, 1947: 19, 20, 21, 32 und 33; MALOGOLOWKIN, 1948: Abb. 15 und 16; HADORN und FRITZ, 1950: Abb. 1).

b) *Willistoni-saltans*-Gruppe.

Vaginalplatten schlank und spitz, Dornborsten im apikalen Gebiet dicht gedrängt, im ventralen Randgebiet weit auseinander, Langborste schwach (Abb. 29 h; BURLA, BRITO DA CUNHA, CORDEIRO, DOBZHANSKY, MALOGOLOWKIN und PAVAN, 1949: Abb. 4).

5. *Victoria*-Typ (*victoria*-Gruppe und *D. acanthoptera*).

Die Vaginalplatten der untersuchten Vertreter dieses Typus haben dorsal eine Ausweitung (Abb. 29 i und k: W). Die Dornborstenschleife (RB+SB) besitzt einen sehr langen und einen sehr kurzen Schenkel. Die beiden Schenkel schließen mit Ausnahme von *D. acanthoptera* (Abb. 29 k) 2—3 Feldborsten (FB) ein (BURLA, 1951: Abb. 9 und 10).

b) Übrige Formen.

In Abb. 30 a—d werden noch einige Vaginalplatten wiedergegeben, welche nicht zu den fünf beschriebenen Typen gestellt werden können, da sie zu große Abweichungen zeigen:

D. aldrichi und *D. mulleri* (*repleta*-Gruppe).

Die Vaginalplatten dieser beiden Arten sind *quinaria*-ähnlich geformt, besitzen aber ein Borstenmuster, das demjenigen des *Sophophora*-Typus gleicht

(Abb. 30 a). Bei *D. aldrichi* findet man in ungefähr 50 % der Fälle im apikalen Plattenbereich zweimal 3 Mikroborsten (MB).

D. guttifera und *D. tripunctata*.

Die Dorsal- und Ventralränder der apikalen Varginalplatten-Zonen verlaufen parallel (Abb. 30 b). Die vier Saumborsten lassen größere Räume zwischen sich als die ca. 20 Randborsten, so daß die beiden Schenkel der U-förmigen Dornborstenschleife fast gleich lang erscheinen.

Chymomyza procnemis.

Die Vaginalplatten dieses einzigen untersuchten Vertreters der Gattung *Chymomyza* sind ähnlich geformt wie Vaginalplatten der *obscura*-Arten (*Sophophora*-Typ a). Ihre Borsten verdienen die Bezeichnung Dornborsten nicht mehr (Abb. 30 c: „RB“ u. „SB“); denn sie stellen gewöhnliche Körperhaare dar. Ihre Anordnung entspricht einer fast gleichschenkligen U-Schleife. Die Langborste (LB) ist gleich dick wie die „Dornborsten“, aber etwa doppelt so lang. Auch die winzigen Mikroborsten (MB) lassen sich in der Apikalzone in der für alle Arten charakteristischen Dreizahl erkennen.

Zygothrica vittatifrons.

Von dieser *Drosophiliden*-Gattung stand mir nur ein einziges weibliches Exemplar zur Verfügung. Seine in Abb. 30 d dargestellten Vaginalplatten endigen mit einer Zahnspitze (Z). Diese bildet den Abschluß der Randborstenreihe („RB“), auf deren Außenseite 3 Mikroborsten (MB) inserieren. Die Langborste steht ganz isoliert auf der terminalen Dorsalkante (nicht auf der terminalen Ventral-kante wie bei allen anderen der untersuchten *Drosophiliden*).

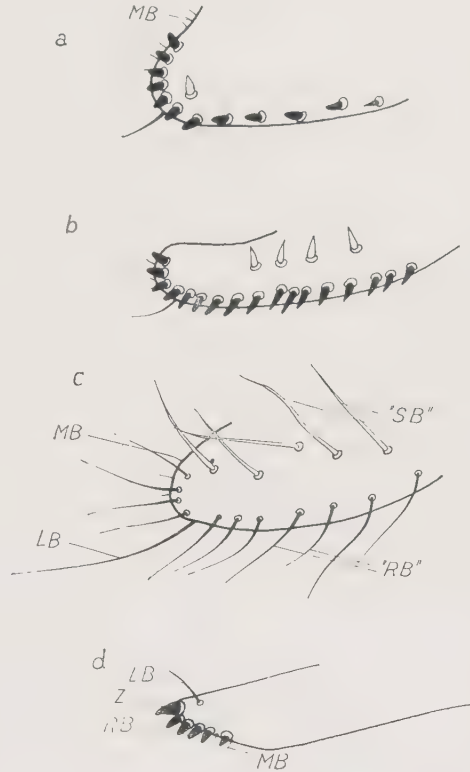


Abb. 30. a) Vaginalplatte von *D. aldrichi*. b) Vaginalplatte von *D. guttifera*. c) Vaginalplatte von *Chymomyza procnemis*. d) Vaginalplatte von *Zygothrica vittatifrons*. MB – Mikroborsten. Z – Zahnspitze. Übrige Abk. wie in Abb. 28. (Vergr. 180×.)

V. Beobachtungen über den Gebrauch der einzelnen Strukturen der äußeren Genitalien beim Kopulationsakt.

Kopulierende Fliegen wurden mit Hilfe der Binokular-Lupe in flachen Zuchtschalen beobachtet. Ferner wurden Paare kopulierender *D. melanogaster*.

D. ambigua und *D. hydei* durch Ätherdämpfe abgetötet, mazeriert und die ineinandergehängten Genitalien vorsichtig freipräpariert.

Das Einhängen der männlichen in die weiblichen äußeren Genitalien geht in zwei Schritten vor sich. Der erste Schritt besteht im zangenartigen Anfassen der Vaginalplatten durch die Forcepes und die ventralen Analplattenzonen der Männchen. Dabei spielen die Forcepskämme (FK) und evt. vorhandene Dornen der männlichen Analplatten (*D. funebris*, *D. macrospina*, *D. antnassae*, *D. pallida*, *Scaptomyza graminum* etc.) eine entscheidende Rolle. Diese Widerhaken greifen in die Dornborsten-U-Schleife der weiblichen Vaginalplatten ein (Abb. 31) und führen zu einem „provisorischen“ Zusammenhang von Männchen und Weibchen. Hat das Männchen die Vaginalplatten des Weibchens in der beschriebenen Art und Weise erfaßt, so kann sich das Weibchen immer noch seines Geschlechtspartners entledigen. In zahlreichen

Fällen konnte das beobachtet werden, weshalb wir den ersten Schritt als „provisorischen Einhängeakt“ bezeichnen.

Der zweite Schritt, der nur nach Vollzug des ersten ablaufen kann, besteht in der Einführung des Penis in die Vagina. Sämtliche untersuchten Penisformen weisen irgend einen Widerhakenapparat auf, sei es in Form starrer Penisfortsätze (bei Vertretern der Untergattungen *Drosophila*, *Sordophila* und *Dorsilophia*) oder in Form beweglicher Parameren (bei Vertretern der Untergattung *Sophophora*, sowie bei *Chymomyza procnemis*). Die Parameren liegen im ersten Moment des Eindringens zwischen die Vaginalplatten eng dem Penis an und spreizen sich nachher umso stärker, je weiter der Penis ins Innere der Vagina vordringt. Dieser zweite, nun

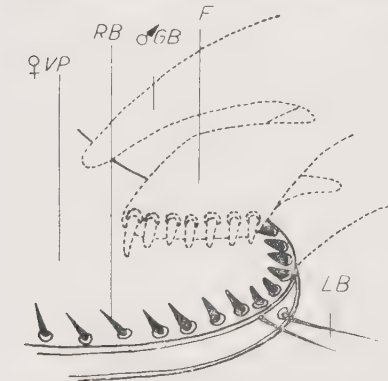


Abb. 31. Schematische Darstellung des „provisorischen Einhängeaktes“ beim Beginn der Kopulation. VP = Vaginalplatten. F = Forcepes des Männchens. RB = Randborsten. LB = Langborsten. GB = Genitalbogen des Männchens. Ausgezogene Linien = ♀; unterbrochene Linien = ♂. (Vergr. 270 ×.)

„definitive Einhängeakt“ kann vom Weibchen nicht mehr rückgängig gemacht werden; denn die Widerhakenvorrichtungen des Penis drücken die Vaginalplatten von innen fest in die Backen der Forceps-Zange (Abb. 32).

Dieser Darstellung entsprechend kann man die äußeren männlichen Genitalapparate auch nach ihrer physiologischen Bedeutung einteilen in einen Kopulations-Hilfsapparat (= dorsoterminaler Genitalabschnitt) und einen eigentlichen Kopulationsapparat (= ventraler Genitalabschnitt).

VI. Diskussion der Untersuchungsergebnisse.

A. Allgemeines.

Die morphologische Untersuchung der äußeren *Drosophiliden*-Genitalien führte uns zur Aufstellung von Typen. Sie sollen dazu dienen, die überaus

große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung vor allem der männlichen äußeren Genitalien zu überblicken. Auch für die einfacheren Verhältnisse im weiblichen Geschlecht gelingt die Aufstellung von Vaginalplatten-Typen. Doch hat es sich gezeigt, daß nicht die gleichen Arten, die einem bestimmten männlichen Genitalapparat-Typus angehören, alle auch zum gleichen weiblichen Vaginalplatten-Typus gehören. So muß beispielsweise *D. duncani* bezüglich der männlichen Genitalien zum „*obscura*-Typ“ gerechnet werden, bezüglich der Vaginalplatten hingegen zum „*melanica-virilis*-Typ“.

Es wurde sodann versucht, die zwischen den einzelnen Typen bestehenden morphologischen Beziehungen in Form von Reihen darzustellen. So haben wir versucht, männliche Analplatten, Genitalbögen, Forcipes, Hypandrien, sowie weibliche Vaginalplatten aneinander zu reihen, jedoch ohne Erfolg. Einzig

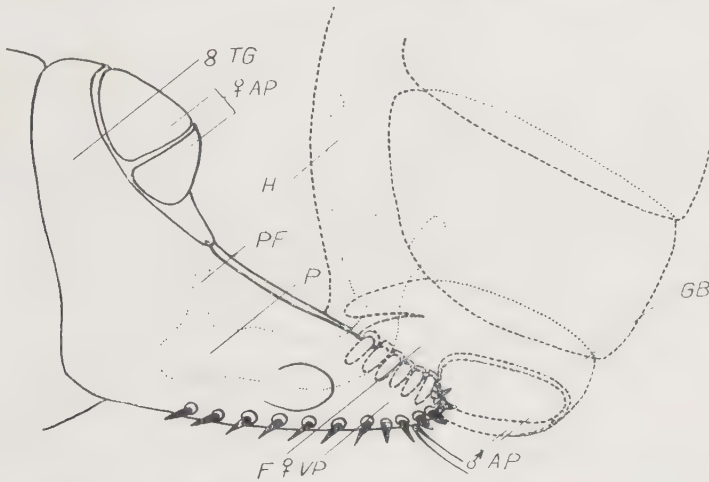


Abb. 32. Schematische Darstellung des „definitiven Einhänges“ während der Kopulation von *D. hydei*. 8. TG = 8. Tergit des Weibchens. AP = Analplatten. PF = Penisfortsätze. H = Hypandrium. P = Penis. F = Forcipes. VP = Vaginalplatte. Ausgezogene Linien = ♀; unterbrochene Linien = ♂. (Vergr. 200 ×.)

die Penisapparate (vor allem Penis und Anhänge) bilden morphologische Reihen (s. unter Abschnitt B!), deren Zustandekommen bereits bei der Beschreibung der einzelnen Penisapparat-Typen (Abschnitt III. B) erläutert worden ist. Diese stark verzweigte morphologische Reihe zeigt gute Korrelationen zur früher gefundenen Samenpumpenskleritreihe (NATER, 1951). Die Abb. 33 versucht, diese Zusammenhänge in halbschematischer Darstellung sichtbar zu machen. Dabei wird die Korrelation besonders deutlich beim Übergang der Untergattung *Drosophila* zur Untergattung *Sophophora* (Abb. 33 g, h und i, resp. c', d' und e'). Ergänzend zu unserer früheren Arbeit (NATER, 1951) muß mitgeteilt werden, daß eine Übergangsform des Samenpumpensklerits (Abb. 33 d') nachträglich noch bei der *willistoni*-Untergruppe gefunden werden konnte.

Eine weitere Stütze für die Bedeutung der männlichen Genitalapparat-Typen bildet die Tatsache, daß die Vertreter eines Typus mit den Vertretern einer systematischen Kategorie (Artgruppe, Untergattung, Gattung) identisch sind. Das geht aus Vergleichen mit der Systematik von STURTEVANT (1942) und WHEELER (1949 b) hervor.

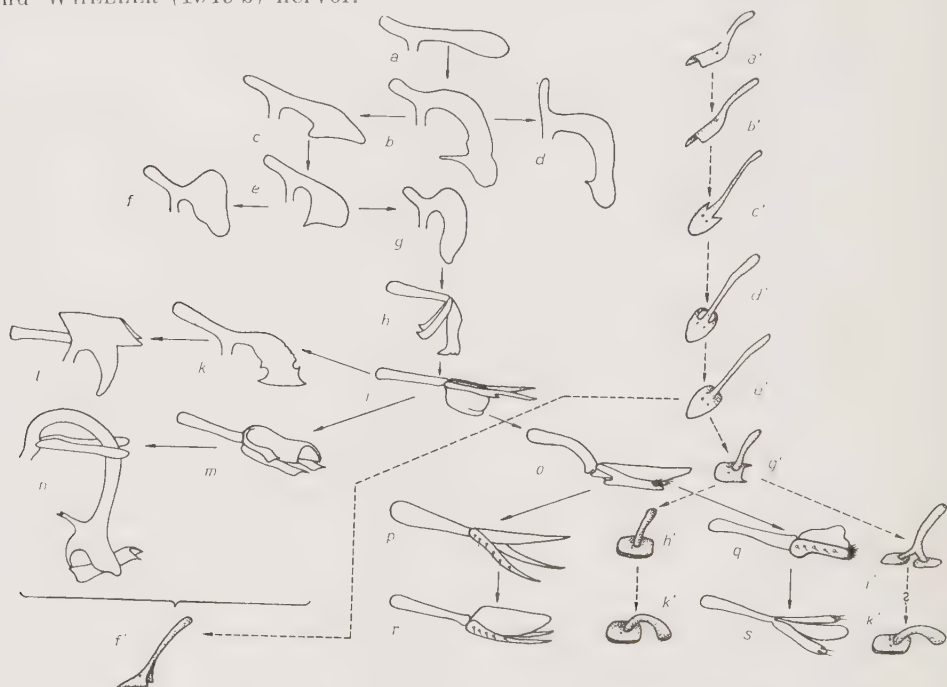


Abb. 33. Schematische Gegenüberstellung der morphologischen Reihe der ventralen Genitalabschnitte von männlichen *Drosophila*-Arten (a—s; Vergr. 40 ×) und der morphologischen Reihe der Samenpumpensklerite (a'—k'; Vergr. 120 ×).

a = <i>quinaria</i> -Typ		= a'
b = <i>D. hydei</i>	}	repleta-Typ
c = <i>D. meridiana</i>		
d = <i>D. mojavensis</i>	}	melanica-Typ
e = <i>D. melanica</i>		
f = <i>D. micromelanica</i>	}	virilis-Typ
g = <i>D. polychaeta</i>		
h = <i>D. willistoni</i>	}	willistoni-Typ
i = <i>D. nebulosa</i>		
k = <i>D. cordata</i>	}	saltans-Typ
l = <i>D. sturtevantii</i>		
m = <i>D. prosaltans</i>		
n = <i>D. elliptica</i>		
o = <i>melanogaster</i> -Typ		= g'
p = <i>obscura</i> -Typ		= h'
q = <i>victoria</i> -Typ		= i'
r = <i>D. duncani</i>		= k'
s = <i>Chymomyza procnemis</i>		= k'

B. Die Bedeutung der morphologischen Reihe der Penisapparate.

Die morphologische Reihe, welche jetzt lebende Formen zueinander in Beziehung setzt, darf primär keinen Anspruch auf die Bezeichnung „phylogenetische Reihe“ erheben. Sie kann aber trotzdem für die Evolutionslehre von Bedeutung sein, da sie einen Überblick über Wege und Ausmaß einer divergenten Entwicklung der Gattung *Drosophila* darstellt. Ob aber die Pfeile und ihre Richtung, welche die einzelnen Typen in Abb. 33 verbinden, eine tiefere Berechtigung haben, kann auf Grund einer morphologischen Untersuchung an einer Einzelstruktur nicht entschieden werden. Die Pfeile dienen uns vielmehr lediglich zur besseren Orientierung, um das durch die Reihe dargestellte momentane Resultat einer divergenten Entwicklung einem möglichen System einzuordnen.

Nachfolgend soll die Bedeutung unserer Reihen für die Systematik kurz diskutiert werden.

Das beim *quinaria*-Typ beschriebene Borstenmuster des Hypandriums tritt auch noch bei der *funebria*- und *tripunctata*-Gruppe auf, sowie bei *D. histrio*. Diese Gruppen der Untergattung *Drosophila* sind sicher nah mit der *quinaria*-Gruppe verwandt, da auch ihre übrigen Genitalien große Übereinstimmungen zeigen. Auch der Samenpumpensklerit (NATER, 1951) ist bei allen in diesem Abschnitt erwähnten Arten gleich gestaltet.

Am Beispiel des *repleta*-Typs wird vor allem deutlich, welche verschiedenen Wege die Differenzierung innerhalb eines einzigen Organkomplexes beschreiten kann. Die verschiedensten Kopulationsapparate, die aber durch Zwischenformen in eine Ordnung gestellt werden können, treten auf. Die Einteilung der *repleta*-Gruppe in Untergruppen unter Berücksichtigung des Penisapparates stimmt aber nicht absolut überein mit der Gruppierung von WHEELER (1949b). Vor allem wird seine *mulleri*-Untergruppe gesprengt. Es gelingt hingegen, die von WHEELER noch nicht eingeteilten Arten *D. nigricraria*, *D. leonis* und *D. mercatorum* systematisch einzuordnen (vgl. S. 460). Hsu (1949) konnte die dorso-terminalen Genitalabschnitte von *D. mulleri* und *D. aldrichi*, sowie diejenigen von *D. majavensis* und *D. arizonensis* nicht unterscheiden. Auch die Kopulationsapparate der beiden Artenpaare konnte ich nicht unterscheiden. Außerdem können unter den gleichen Voraussetzungen die Arten *D. hydeoides* / *D. nigrohylei*, *D. repleta*, *D. melanopalpa* und *D. ritae* / *D. longicornis* nicht voneinander unterschieden werden.

Die Feststellungen von Hsu (1949) in bezug auf die große Verwandtschaftsnähe der *repleta*-, *virilis*-, *melanica*-, *robusta*- und *polychaeta*-Gruppen können bezüglich der Gestaltung der äußeren männlichen Genitalien vollauf bestätigt werden. Vor allem haben *D. robusta* und *D. polychaeta* sehr viele gemeinsame Züge. Die systematische Stellung von *D. unimaculata* ist nach BURLA (1951) noch zweifelhaft. Nach der Gestalt des Penisapparates muß *D. unimaculata* zum *melanica*-Typ gerechnet werden. Es wäre somit die einzige schweizerische Vertreterin der *melanica*-Gruppe.

Die *willistoni*-Gruppe zeigt zwei morphologisch ziemlich stark verschiedene Penisapparaturen. Dementsprechend lassen sich, wie es auch SPIETH (1947) vorschlägt, zwei Untergruppen aufstellen. Die erste Untergruppe mit *D. equinoxialis*, *D. willistoni*, *D. tropicalis* und *D. paulistorum* ist nah verwandt mit der *saltans*-Gruppe, vor allem mit *D. prosaltans* und *D. rectangularis*. Die zweite Untergruppe mit *D. nebulosa* und einer noch nicht beschriebenen brasilianischen Art zeigt nahe Beziehungen zur *melanogaster*-Gruppe.

Innerhalb der *saltans*-Gruppe sind *D. emarginata* und *D. elliptica* sehr nah verwandt, was auch aus der Systematik von STURTEVANT (1942) hervorgeht.

Hsu (1949) betont die Unmöglichkeit, *D. duncani* (*Hirtodrosophila*) systematisch einzuordnen. Im Gegensatz dazu fanden wir große Ähnlichkeiten der Penisapparaturen mit denjenigen des *obscura*-Typs, was auch aus der Form des Samenpumpensklerits (NATER, 1951) hervorgeht. Den gleichen vermutlichen Zusammenhang schildert Hsu (1949) für die *longala*-Gruppe der Untergattung *Hirtodrosophila*.

Mit der Untergattung *Sophophora* nah verwandt scheint die Untergattung *Pholadoris* zu sein. Trotz großen Übereinstimmungen zeigt letztere derart charakteristische und für die Gattung *Drosophila* fremd anmutende Merkmale, daß man glaubt, nicht eine Untergattung des Genus *Drosophila*, sondern eine andere *Drosophiliden*-Gattung vor sich zu haben. Die Stellung von *D. guyénoti* BURLA scheint hingegen auf Grund der Ausbildung des Penisapparates und des Samenpumpensklerits (NATER, 1951) in dem Sinne geklärt zu sein, daß *D. guyénoti* zur *victoria*-Gruppe gehört. Auch BURLA (1951) kommt durch die Untersuchung anderer Körpermerkmale zum gleichen Resultat, dessen Richtigkeit von Hsu (1949) und WHEELER (1949) angezweifelt wird (vgl. auch BURLA, 1951: p. 74).

Sehr enge Beziehungen sind zwischen den untersuchten Vertretern der *rubrifrons*- und der *tripunctata*-Gruppe vorhanden. *D. histrio* paßt nicht in die *tripunctata*-Gruppe bezüglich ihrer Genitalien. Vermutlich bildet *D. histrio* eine der *quinaria*-Gruppe nah verwandte Artgruppe für sich (vgl. BURLA 1951: p. 123 f.).

D. acanthoptera (*Sordophila*) hat nach WHEELER (1949) nächste Beziehungen zur Untergattung *Sophophora*. Der Penisapparat zeigt noch engere Beziehungen zur Untergattung *Pholadoris* an.

Die Penisapparate von *D. busckii* (*Dorsilopha*) gleichen denjenigen von *D. histrio*. Die ebenfalls *histrio*-ähnliche Art *D. nigrosparsa* dürfte vermutlich eine eigene Untergattung vertreten (vgl. BURLA, 1950 b, p. 504 f.).

Die von BURLA (1950 a) beschriebene Schweizerart *D. grischuna* gleicht in der Ausbildung der Genitalien *D. pallida* (S. 471). Sie ließ sich bisher keiner der bestehenden Artgruppen zuordnen. BURLAs Artbeschreibung von *D. grischuna* ist derjenigen von *D. pallida* weitgehend ähnlich (BURLA, 1951: p. 124 f.). Daß *D. pallida*, wie DUDA (BURLA, 1951) annimmt, eine Mittelstellung zwischen *Scaptomyza* und *Drosophila* einnimmt, muß bezüglich der Geni-

talien-Ausbildung bezweifelt werden. *D. pallida* gehört vermutlich zur *melanderi*-Gruppe (persönl. Mitteilung von H. BURLA).

Die Art *Chymomyza procnemis* steht der *melanogaster*-Gruppe (besonders *D. takahashii*) und der Untergattung *Hirtodrosophila* sehr nahe.

VII. Zusammenfassung.

1. Die männlichen und weiblichen äußeren Genitalien von 104 *Drosophila*-Arten wurden vergleichend morphologisch untersucht.

2. Die Penisapparate konnten zu morphologischen Reihen zusammengestellt werden.

3. Die morphologische Reihe der Penisapparate zeigt gute Korrelationen zur früher aufgestellten Samenpumpensklerit-Reihe (NATER, 1951).

4. Die Vaginalplatten der Weibchen eignen sich nicht für systematische Zwecke.

5. Die aus den morphologischen Reihen der Genitalstrukturen abgeleiteten Verwandtschaftsbeziehungen der *Drosophila*-Arten zeigen große Übereinstimmung mit den von STURTEVANT, WHEELER, BURLA und HSU entwickelten Zusammenhängen.

VIII. Literaturverzeichnis.

- BURLA, H. (1950a), *Drosophila grischuna* species nova, eine neue Art aus der Schweiz. Arch. Jul. Klaus. Stift. **XXV**, Heft 3/4, 619—623.
- (1950b), Die Chromosomensätze der in der Schweiz vorkommenden *Drosophila*-Arten *D. helvetica*, *D. kuntzei*, *D. limbata*, *D. testacea*, *D. littoralis* und *D. nigrosparsa*. Ibid. **XXV**, Heft 3/4, 496—504.
- (1951), Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. Suisse de zool. **58**, Nr. 2, 23—175.
- BURLA, H., BRITO DA CUNHA, A., CORDEIRO, A. R., DOBZHANSKY, Th., MALOGOLOWIKIN, C. and PAVAN, C. (1949), The *willistoni* group of sibling species of *Drosophila*. Evol. Vol. **III** Nr. 4, 300—314.
- DEMEREK, M. (1950), Biology of *Drosophila*. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- GLEICHHAUF, R. (1936), Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (MEIGEN). Z. Zool. **148**, 1—66.
- GOLDSCHMIDT, R. B. (1949), The beaded minute-intersexes in *Drosophila melanogaster* MEIGEN. Journal of exp. zool. Vol. **112**, Nr. 2, 233—300.
- GRIFFEN, A. B. (1942), Relationship in the *melanica* species group. Univ. of Texas Publ. Nr. 4228, 68—73.
- HADORN, E., BERTANI, G. und GALLERA, J. (1949), Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalseibe von *Drosophila melanogaster*. Will. Arch. Entw. mechan. **144**, Heft 1, 31—70.
- HADORN, E. und FRITZ, W. (1950), Veränderungen am transplantierten weiblichen Geschlechtsapparat von *Drosophila melanogaster* nach Behandlung der Imaginalseibe in Salzlösungen. Rev. Suisse de zool., **57**, Nr. 12, 477—488.
- HADORN, E. und GLOOR, H. (1946), Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalseibe von „*Drosophila*“. Ibid. **53**, Nr. 19, 495—501.

- HSU, T. C. (1949), The external genital apparatus of male *Drosophilidae* in relation to systematics. Univ. of Texas Publ. Nr. 4920, 80—142.
- MAINLAND, G. B. (1942), Genetic relationships in the *Drosophila funebris* group. Ibid. Nr. 4228, 74—101.
- MALOGOLOWIKIN, C. (1948), Sobre a genitalia dos *Drosophilidaeos* (Diptera): II. *Drosophila ananassae*. Summa Brasil. Biol. Vol. 1, Fasc. 17, 429—457.
- NATER, H. (1950), Der Samenpumpensklerit von *Drosophila* als taxonomisches Merkmal. Arch. Jul. Klaus Stift. XXV, Heft 3/4, 623—625.
- NEWBY, W. W. (1942), A study of intersexes produced by a dominant mutation in *Drosophila virilis*. Blanco Stock. Univ. of Texas Publ. Nr. 4228, 113—145.
- PATTERSON, J. T. (1943), The *Drosophilidae* of the Southwest. Ibid. Nr. 4213, 5—51.
- (1947), The insemination reaction and its bearing on the problem of speciation in the *mulleri* subgroup. Ibid. Nr. 4720, 41—77.
- PATTERSON, J. T. und WHEELER, M. R. (1949), Catalogue of described species belonging to the genus *Drosophila*, with observations on their geographical distribution. Ibid. Nr. 4920, 207—233.
- RIZKI, M. T. (1951), Morphological differences between two sibling species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Genetics, Vol. 37, 156—159.
- SALLES, H. (1947), Sobre a genitalia dos *Drosophilidaeos* (Diptera): I. *Drosophila melanogaster* e *D. simulans*. Summa Brasil. Biol. Vol. 1, Fasc. 15, 311—383.
- SEARS, J. W. (1947), Relationship within the *quinaria* species group of *Drosophila*. Univ. of Texas Publ. Nr. 4720, 137—155.
- SPIETH, H. T. (1947), Sexual behavior and isolation in *Drosophila*. I. The mating behavior of species of the *willistoni* group. Evol. 1, 17—31.
- STALKER, H. D. and SPENCER, W. P. (1939), Four new species of *Drosophila* with notes on the *funebris* group. Ann. Ent. Soc. Amer. 22, 105—113.
- STERTEVANT, A. H. (1921), The North American species of *Drosophila*. Carn. Inst. of Wash., Publ. Nr. 301, 1—150.
- (1942), The classification of the genus *Drosophila*, with descriptions of nine new species. Univ. of Texas Publ. Nr. 4213, 5—51.
- WAGNER, R. P. (1949), Nutritional differences in the *mulleri* group. Ibid. Nr. 4920, 39—41.
- WHEELER, M. R. (1947), The insemination reaction in intraspecific matings of *Drosophila*. Ibid. Nr. 4720, 78—115.
- (1949a), The subgenus *Pholadoris* (*Drosophila*) with descriptions of two new species. Ibid. Nr. 4920, 143—156.
- (1949b), Taxonomic studies on the *Drosophilidae*. Ibid. Nr. 4920, 157—195.

Lebenslauf.

Am 30. Oktober 1924 wurde ich als Bürger von Winterthur (ZH) und Hugelshofen (TG) in Winterthur geboren. Vom 7. bis 13. Altersjahr besuchte ich die Primarschule, anschließend das Gymnasium an der Kantonsschule Winterthur. Im Sommer 1944 erhielt ich das Maturitätszeugnis (Typus B), konnte mich infolge Aktivdienst jedoch erst im darauffolgenden Jahr an der Universität Zürich immatrikulieren. Ich besuchte Vorlesungen und Übungen in Physik (Prof. MEYER), Chemie (Prof. KARRER), Geographie (Prof. BOESCH), Anthropologie (Prof. SCHLAGINHAUFEN), Botanik (Prof. DÄNIKER, SCHMID und WANNER) und Zoologie (Prof. HADORN und STEINER, sowie PD. KUHN und PD. GLOOR). Ende Sommersemester 1949 erwarb ich das Diplom für das höhere Lehramt (biologische Richtung, Hauptfach Zoologie). Seither arbeitete ich an der vorliegenden Untersuchung unter der Leitung von Herrn Prof. HADORN im zoologischen Institut der Universität Zürich.

Seit Beginn des Wintersemesters 1948/49 bin ich außerdem als Hilfslehrer für Biologie an der Kantons- und Mädchenschule Winterthur tätig (mit 1-jährigem Unterbruch im Schuljahr 1949/50). Ferner übernahm ich kürzere Vikariate am Realgymnasium der Kantonsschule Zürich, an der Töcherschule Zürich sowie an der Kantonsschule Frauenfeld.

